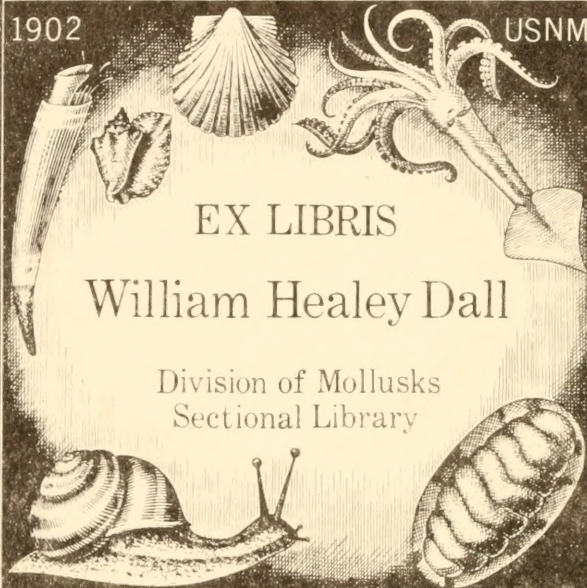

1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library

Wm H. Dall

ARCHHELENIS UND ARCHINOTIS

GESAMMELTE BEITRÄGE

ZUR

GESCHICHTE DER NEOTROPISCHEN REGION

VON

HERMANN VON IHERING

MIT EINER FIGUR IM TEXT UND EINER KARTE



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907

ARCHHELENIS UND ARCHINOTIS

GESAMMELTE BEITRÄGE

ZUR

GESCHICHTE DER NEOTROPISCHEN REGION

VON

HERMANN VON IHERING

MIT EINER FIGUR IM TEXT UND EINER KARTE

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1907

Druck von A. Hopfer in Burg b. M.

Inhaltsübersicht.

Erstes Kapitel.

Einleitung.

(April 1907.)

Kein Gebiet der Erde spiegelt die Wandlungen besser ab, welche die Anschauungen über die zoogeographischen Regionen und ihre Geschichte im Laufe der letzten 2 Dezennien durchgemacht haben, als Südamerika. Zwar hat man sich schon länger mit dem Gedanken vertraut gemacht, daß Amerika in seiner jetzigen Gestalt ein ganz junger Kontinent ist, dessen Entstehung durch die Verbindung beider Amerikas erst in die spätere Tertiärzeit fällt, aber Südamerika wenigstens galt der älteren Auffassung als ein einheitlicher und unveränderlicher Begriff, und das um so mehr, als die herrschende Wallacesche Lehre die tiefen Ozeane als unveränderliche Größen in Rechnung stellt. Seit 1889 habe ich diese Anschauung bekämpft und mich bemüht, nachzuweisen, daß Südamerika seit der Kreidezeit sehr bedeutende geographische Veränderungen erlitten hat, welche in der Verbreitung seiner Tier- und Pflanzenwelt sich großenteils noch bis auf den heutigen Tag erkennen lassen. Nach dieser meiner Archhelenis-Theorie war das Brasilien der älteren Tertiärzeit oder *Archibrasilien* mit Afrika verbunden durch eine in der Oligocänzeit eingebrochene Landbrücke, die Archhelenis, während andererseits Patagonien, Feuerland und die Falklandsinseln, sowie Chili, welches mit den anderen genannten Gebieten Archiplata, zusammensetzte, an einen antarktischen Kontinent, die Archinotis angeschlossen waren.

Seit wir wissen, daß sowohl in Westindien wie im Mittelmeere seit der Pliocänzeit Einbrüche erfolgt sind, welche bis zu Tiefen von mehreren 1000 Metern reichen, können wir nicht daran zweifeln, daß in beträchtlich längeren Zeiträumen auch Senkungen von noch viel erheblicherer Tiefe zustande gekommen sein können. Tatsächlich decken sich die von mir gewonnenen auf tiergeographische Tatsachen gegründeten Resultate gut mit den Erfahrungen der Geologie, und hat z. B. schon 1890 M. Neumayr in seiner Erdgeschichte II, p. 397 sich dahin ausgesprochen, „daß erst nach dem Anfange der Tertiärzeit die Festlandsverbindung verschwunden ist, welche Afrika mit dem südlichen Amerika verband". Naturgemäß ist die Summe dessen, was uns die Geologie über untergegangene Kontinente berichten kann, eine sehr beschränkte, und tritt hier die Biologie als Hilfswissenschaft ein, indem die nähere oder weitläufigere Verwandtschaft zwischen den Faunen und Floren getrennter Kontinente, die einst unter einander zusammenhingen, Rückschlüsse gestattet auf die ehemalige Geschichte solcher Gebiete. Die hierher gehörigen Tatsachen sind an und für sich ebenso bedeutungsvoll, wie diejenigen, welche die Geologie uns aufdeckt; es ist aber dabei wohl zu bemerken, daß nicht immer die geographische Verbreitung der jetzt lebenden Organismen im stande ist, uns positive, zuverlässige Aufschlüsse zu geben. Oftmals sind Organismen, deren gegenwärtige Verbreitung annähernd die gleiche ist, in den Besitz ihres derzeitigen Wohngebietes durch Wanderungen ganz verschiedener Art gekommen. Wir können daher zoogeographische Tatsachen nur dann für weitgehende Schlußfolgerungen über die Geschichte der Kontinente verwenden, wenn paläontologische Tatsachen von maßgebender Bedeutung ergänzend hinzutreten. Derartige kombinierte Tatsachen in Betreff der gegenwärtigen und der früheren Verbreitungsgeschichte der Süßwassermuscheln bildeten den Aus-

gangspunkt für meine Archhelenis-Theorie, indem sich unzweifelhaft herausstellt, daß die Verwandtschaft, welche in dieser Hinsicht zwischen Afrika und Brasilien zu erkennen ist, eine ursprüngliche, eine genetische, gewesen sein muß, insofern nämlich die tertiären und mesozoïschen Binnenfaunen Europas und Nordamerikas von den genannten tropischen ganz verschieden sind, und unmittelbar zu den lebenden Formen der holarktischen Region hinüberleiten. Die Leichtfertigkeit, mit welcher nicht selten im Interesse der Erklärung der geographischen Verbreitung einzelner Arten Hypothesen über den ehemaligen Zusammhang getrennter Gebiete der Erde aufgestellt worden sind, hat diese von einem meiner Freunde als „Kulissenschieberei“ bezeichnete Forschungsmethode etwas in Mißkredit gebracht. Das sind eben Unzulänglichkeiten, wie sie jeder neu aufblühenden Disziplin beschieden sind, Kinderkrankheiten, welche doch nicht im stande sind, einen lebensfähigen Organismus in der Entwicklung zu beeinträchtigen. Selbstverständlich bleiben wir in vielen Fragen noch im unklaren, und werden Fehler in der Kombination an und für sich bedeutsamer Tatsachen immer aufs neue begangen werden, aber die Erfahrung zeigt uns doch, daß es eine ganze Reihe von wichtigen Tatsachen gibt, welche von den verschiedensten Spezialisten auf dem Gebiete ihrer Studien unabhängig von einander festgestellt worden sind, und gerade in Sachen der Archhelenis ist die Übereinstimmung bemerkenswert, welche zwischen Geologen, Paläontologen, Zoologen und Botanikern sich ergibt.

Die günstige Aufnahme, welche meine zoogeographischen Studien gefunden haben, veranlaßten schon mehrere Versuche, die zerstreuten bezüglichen Abhandlungen in einer selbständigen Schrift zusammenzufassen. So habe ich unter anderem schon seit längerer Zeit meinem verehrten Kollegen, Herrn Dr. E. Racovitza, eine Abhandlung über die Geschichte der neotropischen Region für die von ihm ver-

öffentlichte Zeitschrift „Archives générales de Zoologie“ zugesagt, aber ich habe noch nicht die Zeit finden können, an deren Ausarbeitung zu gehen.

Auch mein schon vor 15 Jahren begonnenes Buch über die geographische Verbreitung der Süßwasserfaunen ist nicht über die Vorarbeiten und die Ausarbeitung einiger Kapitel hinausgekommen, und so habe ich denn mich schließlich entschlossen, durch die vorliegende Arbeit die in der Literatur zerstreuten und z. T. schwer zugänglichen einzelnen Arbeiten denjenigen Fachgenossen zugänglich zu machen, welche sich für den Gegenstand interessieren. Dieses Vorgehen schien mir um so angebrachter, als ich mehrfach Gelegenheit hatte, wahrzunehmen, daß meine Darlegungen in der Diskussion ein ganz anderes Aussehen gewonnen haben, als das, welches ich selbst von ihnen kenne. Der Leser, welcher nicht Anlaß hat, die verschiedenen Abhandlungen zu vergleichen, wird sich am schnellsten durch die Lektüre des Abschnittes über die Geschichte der neotropischen Region (Kap. 11) orientieren über meine Anschauungen. Ich habe dieser Arbeit, die doch einmal etwas von dem Charakter „gesammelter Schriften“ trägt, noch zwei nicht eigentlich den Gegenstand der Diskussion berührende Abschnitte hinzugefügt (Kap. 2 und 3), von denen ich namentlich den letzteren schon seit langem weiteren Kreisen zugänglich zu machen versprochen habe. Ich löse hiermit ein meinem verstorbenen Freunde Élysé Recluz gegebenes Versprechen, wenn auch verspätet, ein. Endlich habe ich einige neue Kapitel hinzugefügt, welche durch das Publikationsdatum von 1907 leicht als solche kenntlich sind. Von zwei im Kapitel 8 aufgenommenen Abhandlungen habe ich nur die Teile reproduziert, welche der zoogeographischen Diskussion gewidmet sind. Nicht aufgenommen habe ich nur eine größere zoogeographische Arbeit, diejenige über die Ameisen von Rio Grande do Sul,

Berliner Entomologische Zeitschrift, 39. Band 1894. Im allgemeinen habe ich den Text unverändert reproduziert, nur gelegentlich einige veraltete Namen durch die jetzt gültigen ersetzt. Die wenigen Zusätze sind in [ ] Klammern beigefügt.

Es sind besonders einzelne Gebiete der Zoologie gewesen, auf denen die Diskussion der Archhelenisfrage eine lebhafte und intensive gewesen ist. In erster Linie sind in dieser Hinsicht die bekannten Forschungen meines verehrten Freundes, Dr. Florentino Ameghino in Buenos Aires, anzuführen. Im allgemeinen ist die ältere patagonische Säugetierfauna, welche bereits zur Kreidezeit stark entwickelt und reich gegliedert war, sehr verschieden von jener Nordamerikas und die verwandtschaftlichen Beziehungen besonders auch der Edentaten weisen auf ehemaligen Zusammenhang mit Afrika hin. Hervorzuheben wäre in dieser Hinsicht auch das Vorkommen der plumpen Sirenien der Gattung *Manatus* an der Westküste von Afrika und an der Ostküste von Brasilien, sowie im Amazonastale. Weder können diese schwerfälligen, von Schilfgräsern lebenden Säugetiere den Ozean durchschwommen haben, noch sind sie von Norden her eingewandert, da diese Gattung und ihre Vorläufer dem Tertiär der holarktischen Region, ebenso wie jenem Patagoniens, abgehen. Man kennt die fossilen Verwandten nur aus Afrika und aus dem Miocän von Argentinien, wo eine nahe verwandte Form unter dem Gattungsnamen *Ribodon* beschrieben wurde.

Es ist daher nicht zu verwundern, daß sowohl Ameghino wie Osborn sich für den ehemaligen Zusammenhang von Afrika und Brasilien ausgesprochen haben.

Ein Gebiet, auf welchem diese Verhältnisse besonders eingehend diskutiert wurden, sind die Süßwasserfische. Die besten Kenner der Süßwasserfische von Südamerika und

Afrika. Eigenmann[1]) und Boulenger, haben fast gleichzeitig wichtige Abhandlungen über diesen Gegenstand veröffentlicht, in denen sie die schon früher von A. Günther hervorgehobene Verwandtschaft der Süßwasserfische beider, jetzt weit getrennter Regionen, in genetischem Sinne auffassen. Auch das, was wir über die Paläontologie der Süßwasserfische wissen, läßt keine anderen Schlußfolgerungen zu. Die tertiären Süßwasserfische Brasiliens sind die direkten Vorläufer der heutigen, und ebenso steht es in Nordamerika, abgesehen natürlich von den jetzt dort erloschenen Gattungen, die aber ebenfalls keine näheren Beziehungen zu Südamerika erkennen lassen.

Die Annahme, daß die im nordamerikanischen Tertiär reich verbreitete Gattung *Priscacara* zur Familie der Chromiden gehöre, hat sich als irrig herausgestellt. So wenig wie für die Unioniden, läßt sich daher für die Süßwasserfische die Hypothese verteidigen, daß die afrikanisch-südamerikanischen Süßwasserfaunen nur Relikte einer früher auch in der nördlichen Hemisphäre weit verbreiteten Tropenfauna darstellten. Tatsächlich gibt es tropische Elemente, die nicht in den Tertiärschichten von Europa und Nordamerika gefunden werden, und andere, wie *Tapirus* unter den Säugetieren, welche bei gleicher gegenwärtiger geographischer Verbreitung eine ganz andere Geschichte hatten, indem sie in fossilem Zustande auch aus der holarktischen Region bekannt sind. Es ist lediglich die Kombinierung der zoogeographischen und paläontologischen Tatsachen, welche zu gesicherten Ergebnissen über die Geschichte der einzelnen Tiergruppen führen kann. Für diejenigen Tiergruppen, in

[1]) Ich verweise besonders auf die interessante und eingehende Darstellung bei Eigenmann, The Fresh-Water Fishes of South and Middle America, Popular Science 1906, p. 515—530.

welchen das fossile Material fehlt oder zu mangelhaft ist, bleibt nichts übrig, als bei den günstiger gestellten Disziplinen in die Lehre zu gehen und unter vorsichtiger Erwägung aller in Betracht kommenden Verhältnisse Analogieschlüsse zu ziehen.

Erwähnt möge noch werden, daß Pfeffer in einer Abhandlung über die Verbreitung der Süßwasserfische zu anderen Schlußfolgerungen gelangte, als Eigenmann und Boulenger, indem er den ehemaligen Zusammenhang von Afrika und Südamerika bezweifelt. Sehen wir davon ab, daß auf diesem Gebiete Pfeffer die eigenen Erfahrungen fehlen, welche die anderen beiden genannten Forscher in so hervorragendem Grade auszeichnen, so können wir uns doch über diese abweichende Auffassung Pfeffers nicht wundern in Anbetracht der Sonderstellung, die er überhaupt auf zoogeographischem Gebiete einnimmt. Der ganze Ausgangspunkt der Pfeffer-Murrayschen Theorie ist ein total falscher. Die einheitliche marine Fauna, welche dieser Theorie zufolge zu Beginn der Tertiärzeit die Erde bevölkert haben soll, hat nie existiert, und scharf ausgeprägte Meeresprovinzen hat es schon im Eocän und selbst in der oberen Kreide gegeben.

Nicht nur auf zoologischem, sondern auch auf botanischem Gebiete hat man naturgemäß diese Fragen erörtert. Am eingehendsten hat sich mit der Entstehungsgeschichte der heutigen Florengebiete A. Engler in Berlin beschäftigt. Da er in seinem rühmlich bekannten Werke „Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt" hinsichtlich der älteren, zumal tertiären Geographie ganz auf dem Wallaceschen Standpunkt sich stellte, so unternahm ich es, in der hier in Kapitel 9 reproduzierten Abhandlung den Nachweis zu führen, daß die uns bekannten Tatsachen weit eher durch meine Archhelenistheorie eine ausreichende Erklärung finden, als durch die Wallacesche Lehre. In einer neueren Arbeit

über die Flora Afrikas[1]) hat dann auch Geheimrat Engler ganz mit der älteren Auffassung gebrochen, und sich auf Grund eingehender vergleichender Studien auf meine Seite gestellt.

Obwohl die hier kurz erwähnten und viele anderen ähnlichen Erfahrungen mich in hohem Grade zur Fortführung meiner Studien über die Verwandtschaft und den Ursprung der brasilianischen Tierwelt anregen mußten, so habe ich doch im Laufe der letzten Jahre hiervon abgesehen und mich vorzugsweise mit der Geschichte der marinen Fauna Südamerikas beschäftigt. Im Verlaufe meiner Studien bin ich immer mehr auf die Wichtigkeit der paläontologischen Tatsachen hingewiesen worden, und so entstand in mir der Wunsch, die Entwicklungsgeschichte der marinen Molluskenfaunen Amerikas zu studieren in der Hoffnung, aus den älteren tertiären Littoralfaunen Aufschlüsse zu gewinnen über die marinen Provinzen der Vorzeit. Den Anlaß hierzu boten mir namentlich meine Studien über die Tertiärkonchylien von Patagonien und in dem Werke über diesen Gegenstand, welches ich soeben abgeschlossen habe, findet man im Schlußkapitel die Erfahrungen über den verwandtschaftlichen Zusammenhang der littoralen Tertiärfaunen Südamerikas eingehend erörtert. Wenn es auch hier nicht meine Absicht sein kann, denselben Gegenstand nochmals zu behandeln, so habe ich doch mancherlei Erfahrungen allgemeiner Art, deren Darlegung mich dort zu weit geführt haben würde, hier in einem besonderen Abschnitte, Kapitel 13, erörtert, auf welches ich besonders verweise. Nur soviel sei schon hier bemerkt, daß die Archhelenistheorie auf diese Weise eine volle Be-

[1]) A. Engler, Über floristische Verwandtschaft zwischen dem tropischen Afrika und Amerika sowie über die Annahme eines versunkenen brasilianisch-äthiopischen Kontinentes. Sitzungsberichte der k. preußischen Akad. d. Wissenschaften. Phys.-math. Klasse 1905, VI.

stätigung erfahren hat, so zwar, daß jetzt meiner Meinung nach diese Theorie als definitiv begründet angesehen werden muß. Die Verteilung von Land und Meer ist in der älteren Tertiärzeit eine ganz andere gewesen, als in der jüngeren, und die Bildung des Atlantischen Ozeans durch den Einbruch der Archhelenis fällt erst in die Oligocänzeit.

Zweites Kapitel.

Bemerkungen zur Frage der Entstehung der Arten.

(April 1907 und zum Teil 1878.)

Mehrmals im Verlaufe meiner wissenschaftlichen Arbeitsjahre habe ich Gelegenheit gehabt, dieser brennenden Frage näher zu treten, durch Studien mit präziser Fragestellung, durch welche ich hoffen durfte, über den Wert oder Unwert der Selektionstheorie mir eine selbständige Meinung bilden zu können. Das Resultat war aber stets ein negatives, indem die bei der Untersuchung angetroffenen Verhältnisse sich als weit komplizierter herausstellten, als es jener Theorie zufolge hätte der Fall sein sollen. Sicher erkennen ließ sich immer nur die Verwandtschaft der Organismen einer bestimmten engeren Gruppe, die Variabilität der Art, die Deszendenz der Organismen. Die Selektionstheorie hingegen erwies sich als völlig unzureichend zu einer wirklichen Erklärung.

Die erste bezügliche Studie war der Gattung *Clausilia* gewidmet, jenen getürmten, vielgewundenen kleinen Landschnecken Europas, welche dadurch ausgezeichnet sind, daß sie in der letzten Windung eine elastische Schalenplatte besitzen, welche am proximalen Ende mit der Schale verwachsen ist. Sobald die Schnecke zu kriechen beginnt, wird diese

Kalkplatte, das Clausilium, in eine Nische zwischen zwei Falten der Mündung gedrückt. sobald das Tier aber in das Gehäuse sich zurückzieht, schnellt das federnde Clausilium empor und schließt die Mündung nach Art eines Deckels. Diese Einrichtung, welche morphologisch aus der Ablösung einer der Lamellen der Mündung sich erklärt, stellt eine sehr zweckmäßige Einrichtung dar, eine Schutzeinrichtung, nicht nur mechanischer Art, sondern auch in bezug auf die Gefahr der Austrocknung. Vom Standpunkte der Selektionstheorie würde man die Ausbildung eines solchen Apparates leicht verstehen, nicht aber den ferneren Umstand, daß die Details in der gegenseitigen Lagerung und in der Gestalt, Größe. Krümmung usw. des Clausilium von Art zu Art. von Sektion zu Sektion wechseln. Ist einmal eine hochvollkommene Einrichtung erzielt, so liegt kein Grund vor, welcher die Selektion bestimmen könnte, immer neue Variationen zu erfinden. Man kann z. B. an das Verhältnis von Schloß und Schlüssel mancherlei Anforderungen stellen. aber sobald einmal die Funktion in erwünschter Weise erzielt ist, kann nicht weiterhin von höheren und niederen Typen mehr die Rede sein. Was uns die Geschichte des Clausilium lehrt. ist die Existenz von gleichgültigen Variationen. von Abänderungen. die keinerlei funktionellen Wert, keinerlei Bedeutung für die Anpassung haben. Diese Folgerung wurde noch bekräftigt durch die anatomische Untersuchung. welche auch in der Variabilität des Kiefers, der Radula. des Genitalapparates usw. eine Vielgestaltigkeit vor Augen führte, die nicht physiologischen oder adaptiven Vorgängen entsprechen kann.

Im Laufe der letzten Jahre habe ich dann hier in Sao Paulo experimentelle Studien über den sog. Ameisenschutz der Cecropien angestellt. welcher durch Fritz Müllers und Schimpers Untersuchungen zu einem Paradestück der Selektionstheorie sich gestaltet hatte. Die Züchtung ameisenfreier Cecropien

inmitten zahlreicher Kolonien von blattschneidenden Ameisen oder Attiden hat im Zusammenhang mit den anderen einschlägigen Beobachtungen und Experimenten die Wertlosigkeit der Selektionshypothese dargetan. Ich verweise hierüber auf die bezügliche Abhandlung, welche in Englers Botanischen Jahrbüchern (H. v. Ihering, Die Cecropien und ihre Schutzameisen, Sonderabdruck, 39. Bd. 3/5. Heft, Leipzig 1907, p. 666—714, Taf. VI—X) veröffentlicht worden ist.

Eine dritte Studie, die mir den Nachweis erbrachte, daß die Variation sich nicht nur auf die der Anpassung und dem Kampfe ums Dasein besonders exponierten äußeren Verhältnisse erstreckt, sondern auch auf die gesamte innere Organisation, bezog sich auf das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere und die Regionen der Wirbelsäule. Ich reproduziere hier das, was ich aus diesem Anlasse 1878 geäußert habe, weil meine bezüglichen Ausführungen in der Literatur nicht genügend Berücksichtigung gefunden haben.

H. v. Ihering, Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere, Leipzig 1878, p. VII—XI.

„Eigentümliche Folgerungen ergeben sich hierbei für die Frage nach der Homologie der Segmente. Es zeigt sich nämlich, daß bei einem Individuum einer Art ein ganzes Segment vorhanden sein kann, welches bei dem anderen überhaupt kein Homologon besitzt, etwa wie bei einem sechsarmigen Seesterne einer der Arme bei den mit 5 Antimeren versehenen Individuen kein Homologon hat. Häufig ist der Ausfall oder das Auftreten des betreffenden Segmentes in atavistischem Sinne zu verstehen. So ist für die Säugetiere die ursprüngliche Zahl der dorsolumbalen Wirbel 19 und zwar ist für die plazentalen Säugetiere das bei den Beuteltieren bestehende Verhalten der Ausgangspunkt, wobei 13 dorsale und 6 lumbale Wirbel existieren. Wenn nun für eine beliebige Art das Vorhandensein von 12 dorsalen und

6 lumbalen Wirbeln die Regel bildet, so ist das ausnahmsweise Wiederkehren des 13. Dorsalwirbels als Atavismus zu deuten. So z. B. beim Lemming. Ich bezeichne diese Form des Atavismus als Restitutionsatavismus, bei welchem es also zur ausnahmsweisen Ausbildung eines für gewöhnlich nicht vorhandenen und auch embryonal nicht angelegten Teiles kommt. Ihm steht entgegen der Retentionsatavismus, bei welchem durch Persistenz und Weiterbildung eines normalen Embryonalstadiums die frühere phylogenetische Stufe wieder erscheint. Hierhin ist z. B. zu rechnen die Ausbildung des 13. Rippenpaares des Menschen oder die Ausbildung des ersten Sakralwirbels des Menschen als letzten oder 6. Lendenwirbels. Die meisten Atavismen sind Retentionsatavismen. Die Zahl der mir bekannten Fälle von Restitutionsatavismen ist bis jetzt nicht groß, doch sei hier daran erinnert, daß das Auftreten von linksgewundenen Schnecken in sonst rechtsgewundenen Gattungen und Arten eine auf Situs inversus zurückzuführende Abnormität darstellt, wogegen das Auftreten rechtsgewundener Exemplare in linksgewundenen Arten als Restitutionsatavismus zu bezeichnen ist. Weiteres an anderer Stelle. Ich hoffe durch die folgenden Kapitel für diese Zerlegung des Begriffes des Atavismus, die ich schon seit Jahren mit mir trage, hinreichende empirische Grundlage geschaffen zu haben.

Die eben besprochenen Verhältnisse bieten mir Gelegenheit, meine von den zurzeit herrschenden Anschauungen abweichende Meinung über die Frage nach der Entstehung der Arten kurz zu berühren. Es wird nämlich, je mehr ich mich mit morphologischen Untersuchungen befasse, immer mehr die Überzeugung in mir befestigt, daß diejenigen im Irrtume sind, welche glauben Darwins Züchtungen und Erörterungen hätten uns der Lösung des Rätsels von dem Ursprunge der Arten sehr nahe gebracht. Die Selektions-

lehre ist mir nur einer, und zwar ein ziemlich untergeordneter von den vielen hierbei in Frage kommenden Faktoren, der für Mimikry und ähnliche augenfällige Erscheinungen uns das Verständnis erschließt, im übrigen aber uns nicht wesentlich weiter bringt. Es sind eben die zu beobachtenden Varietäten großenteils nicht von solcher Bedeutung, daß sie den Trägern derselben vor den übrigen Individuen einen bedeutenden Vorteil im Kampfe ums Dasein gewährten.

Die Schwankungen, welche bezüglich der Anzahl der Segmente in den verschiedenen Regionen der Wirbelsäule bei nahestehenden Arten und selbst innerhalb einer Art angetroffen werden, lehren das. Niemand wird wagen, den Umstand auf Rechnung der natürlichen Zuchtwahl zu bringen, daß von zwei einander nahe stehenden Arten, etwa von Soriciden, bei gleichen Zahlenverhältnissen der übrigen Regionen die eine 13, die andere zumeist 14 Dorsalwirbel besitzt! Gewiß sind die Fälle sehr selten, in denen ohne Eingreifen des Menschen von einem oder von einigen wenigen Individuen die Bildung einer neuen Art ausgeht. Die Regel ist offenbar, daß die Bildung neuer Arten an Variabilitätserscheinungen anknüpft, die massenhaft auftreten.

Ein instruktives Beispiel scheint mir die Halswirbelsäule der Faultiere zu bilden, in der bekanntlich statt 7 Halswirbel 8, 9 oder 10, oder auch nur 6 vorhanden sind. Daß nun ein mit 8 Halswirbeln versehenes Individuum vor den mit 7 ausgestatteten einen so entschiedenen Vorzug besitze, daß es im Kampfe ums Dasein bessere Chancen habe durchzukommen, dürfte wohl kaum jemand behaupten mögen.

Die natürliche Zuchtwahl kann hier nicht herangezogen werden, um so weniger als dieselbe ja überhaupt nur die vorhandenen Varietäten verwerten, nicht aber deren häufigeres Erscheinen veranlassen kann. In extrem seltenen Fällen treten auch bei anderen Säugetieren 8 Halswirbel auf, aber

von diesen vereinzelten Fällen kann keine Artenbildung ausgehen. Die Vermehrung der Halswirbelanzahl bei den Faultieren kann ihren Grund nur darin haben, daß diese Varietät häufiger, als bei anderen Gattungen aufgetreten ist, daß sie statt etwa in 0,001 Prozent in 10,20 Prozent und mehr auftrat. Kann sich aber die Häufigkeit des Erscheinens einer neuen Varietät bedeutend steigern, so kann sie durch weitere Steigerung auf 60,80 Prozent und mehr schließlich auch ohne Zutun der Selektion zur Regel werden. Entweder die Varietät tritt nur ganz selten auf und dann ist sie für die natürliche Zuchtwahl gegenstandslos, oder sie erscheint immer häufiger und dann kann sie auch direkt zum Überwiegen kommen. Auf diesem Wege nun, durch progressive Zunahme der Häufigkeit einer zuerst nur ausnahmsweise erscheinenden Varietät glaube ich, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Artenbildung vor sich gegangen sein wird. Damit wird dann die Gesamtmasse oder ein großer Teil der die Art repräsentierenden Individuen in die neue Art übergeführt. Über die Ursachen der Variabilität und ihrer Zunahme lassen sich nicht einmal Vermutungen äußern. Die Fortschritte sind, wie mir scheint, zu erwarten auf dem Wege des Experimentes, den Schmankewitsch und Weismann mit so überraschendem Erfolge betreten haben, nicht aber nach der Richtung hin, in der Darwin und Häckel ihn zu finden vermeinten.

Die von mir bezüglich der Variabilität in der Segmentierung des Wirbeltierleibes gemachten Erfahrungen scheinen mir auch noch in einer anderen Beziehung von allgemeinem Interesse zu sein. Indem sich nämlich zeigt, daß innerhalb einer Art manche Individuen Teile besitzen, welche anderen nicht zukommen und auch nie zukamen, ergibt sich die Notwendigkeit für die Beurteilung morphologischer Fragen in manchen Fällen zu der Vergleichung verschiedener Individuen zu greifen, wogegen die Embryologie, die Lehre von der Ent-

wicklung des Individuums in diesen Fällen nichts zur Aufklärung beitragen könnte. Es ist mir die Verfolgung dieses Gegenstandes gerade deshalb von besonderem Interesse gewesen, weil mir dadurch Gelegenheit geboten wird, den Vorwurf zu entkräften, der mir öfters gemacht wurde, als unterschätze ich die Bedeutung der Ontogenie für die Verfolgung morphologischer Fragen. Das, wogegen ich opponiere, ist das Bestreben: die Ontogenie schlechthin an erster und entscheidender Stelle zum Kriterium für die Frage der Homologie zu machen. Wenn z. B. Götte (p. 426) es Gegenbaur zum Vorwurfe macht, daß er sich nicht stütze „auf embryologische Tatsachen, welchen allein die Entscheidung über die Homologie zusteht, sondern nur auf die fertigen Zustände, die rein anatomische Beobachtung, welche wohl die Geltung der ersteren verallgemeinern, aber für sich allein dieselben niemals mit voller Sicherheit ersetzen kann", so kann ich den damit gekennzeichneten Standpunkt meines verehrten Freundes nur für einen ganz einseitigen und verfehlten halten, der auch von Götte selbst nicht konsequent durchgeführt werden kann. Hat doch Götte selbst neuerdings den Nachweis erbracht, wie die Entstehung der Chorda, bei den niedersten Vertebraten aus dem Entoderm, bei den höherstehenden aus dem Mesoderm, die Homologie des Organes nicht in Frage stellt, da beide Bildungsweisen als auseinander hervorgegangen sich erweisen lassen. Hier ist also die Verschiedenartigkeit der Ontogenese des Organes kein Grund, die Homologie desselben zu bestreiten, und so gut wie hier, kann das gleiche noch für zahllose andere Fälle gelten. Mehren sich doch die Beispiele, in denen derselbe ontogenetische Vorgang von den einen für cenogenetisch, von den anderen für palingenetisch gehalten wird. Demgegenüber halte ich mich nach wie vor für berechtigt, gegen die Einseitigkeit jener Forscher mich zu erklären, welche die Antwort auf

alle Fragen morphologischer Natur ohne weiteres dem Gebiete der Embryologie entnehmen zu sollen glauben. Es ist eben die Embryologie nur einer von den für die Entscheidung maßgebenden Faktoren, und es ist nicht zu billigen, wenn von vielen Seiten dieser eine Faktor allein für entscheidend gehalten wird, und wenn darüber andere wichtige Momente außer acht gelassen werden, wie z. B. die so wichtigen Beziehungen der Nerven zu den von ihnen versorgten Organen".

Wie schon oben bemerkt, liegt es mir hier fern, in eine allgemeine Diskussion der angeregten Fragen einzutreten unter Berücksichtigung der enormen bezüglichen Literatur. Mein Wunsch war es nur, einerseits die schon vor fast 30 Jahren von mir veröffentlichten Erfahrungssätze hervorzuheben und andererseits der Leichtfertigkeit gegenüber, mit der vielfach die Selektionslehre als etwas Erwiesenes hingenommen wird, zu protestieren gegen die Identifizierung von Deszendenz und Selektionslehre. Jahraus jahrein mehren sich die Beweise paläontologischer und biologischer Art für die Deszendenslehre, aber bezüglich der Ursachen der Artenbildung oder richtiger gesagt, der Variabilität der Organismen stehen wir noch ganz am Anfange der Studien. Das Verdienst von Lamarck und Darwin ist es, der Forschung die Wege gewiesen zu haben, die sie jetzt wandelt, nicht aber uns definitive Erklärungen geboten zu haben, die erst kommenden Generationen nach jahrhundertelanger Arbeit zufallen mögen.

Drittes Kapitel.

Das Privateigentum im Tierreiche.

(Koseritz' Deutscher Volkskalender für Brasilien, 22. Jahrg., Porto Alegre 1895, p. 118—130.)

Die Sozialdemokratie hat vielfach die Resultate der neueren naturwissenschaftlichen Forschung in das Bereich

ihrer Erörterung gezogen, und je nachdem diese Ergebnisse zu ihrem Standpunkte paßten, dafür oder dagegen Stellung genommen. Lebhaft tritt das auch zu Tage in Bebels Buch über die Frau, welches zu den folgenden Betrachtungen unmittelbaren Anlaß darbot.

Bebel ereifert sich darin, in jener unschönen und fast stets ungerechten Weise, die meistens dem enragierten Parteimanne, stets dem Agitator eigen zu sein pflegt, gegen die Vertreter des Darwinismus, weil diese den Darwinismus als eine aristokratische und nicht, wie Bebel meint, als eine demokratische Gesinnungsweise, ansehen. Ja, Häckel muß sogar Vorwürfe hören, weil er für die Todesstrafe eintritt, während er hierin vom Standpunkte des Naturforschers doch völlig Recht hat. Meines Erachtens kann der moderne auf dem Boden der Deszendenzlehre stehende Naturforscher überhaupt keinen anderen Standpunkt rechtsphilosophischen Fragen gegenüber einnehmen, als den, welcher von meinem seligen Vater in seinem „Zweck im Recht" vertreten wurde, einem Buche, das sonderbarerweise gerade von denjenigen Naturforschern, die sich mit naturphilosophischen Fragen abgeben, ganz übersehen wurde. Und doch läßt sich aus meines Vaters Schriften nachweisen, daß diese seine Richtung, welche schließlich am vollendesten im „Zweck" zum Ausdruck kam, von Anfang an ihm eigen war. Er hat mir wiederholt versichert, daß er der Lektüre naturwissenschaftlicher Schriften viele Anregung verdanke, zu seinen Grundanschauungen über die Entwicklung der Rechtsbegriffe aber unabhängig von Darwin und schon vor Veröffentlichung von dessen Werken gekommen sei.

Danach ist das Recht weder göttlichen noch natürlichen Ursprungs, ja es gibt überhaupt kein absolutes Recht, da dieses mit dem geistigen und kulturellen Entwicklungsgange des Volkes sich wandelt. Nur der Zweck reguliert das soziale Getriebe, und so hat denn auch die Gesellschaft ebenso unzweifel-

haft das Recht, schädliche Glieder zu beseitigen wie das Individuum. Bestreitet man der Gesellschaft das Recht der Todesstrafe, so muß man auch dem Individuum das Recht entziehen, sich einen faulen schmerzenden Zahn entfernen oder ein das Leben gefährdendes krankes Glied amputieren zu lassen. Bebel aber, noch weit über Lombroso hinausgehend, will alle Verbrechen entschuldigen, da sie nur ein Produkt der gegenwärtigen sozialen Zustände seien. Solche unbegreifliche Paradoxa kontrastieren eigentümlich mit Bebels Meinung, die Sozialdemokraten seien „praktische Leute". Davon merkt man bei dem von Bebel entworfenen Bilde des Zukunftsstaates gar nichts. Wenn es doch im Zukunftsstaate Waren und Bedürfnisse aller Art gibt und an Geldes statt dienende Arbeitsquittungen, so können diese auch durch Diebstahl, Einbruch und Raub erlangt werden. Nicht minder wird Streit, Mord und Todschlag auf der Tagesordnung bleiben, denn Haß, Neid, Eifersucht, Jähzorn usw. sind durch keine soziale Umgestaltung aus der Gesellschaft zu entfernen. Stets wird es friedfertige und streitlustige, genügsame und freche, fleißige und faule Menschen geben. Nie ist daher die Ungleichheit in der Gesellschaft zu beseitigen, nur sie zu mindern kann Aufgabe der Zukunft sein.

In dem Wunsche den Darwinismus zu einer den Sozialdemokraten günstigen Disziplien zu stempeln, sucht Bebel (p. 197) den Darwinisten Mangel an Logik vorzuwerfen, während doch im Gegenteil der betreffende Satz eher alles andere ist als logisch. Schwarz bleibt aber doch schwarz, und die Wahrheit ist, daß der Darwinismus, indem er die Mächtigeren und Stärkeren im Kampfe ums Dasein siegen läßt, bei einem Vergleiche mit besseren sozialen Zuständen die Ausbeutung der Armen durch die Kapitalisten und Großgrundbesitzer gut heißt. Hätte Bebel gewußt, wie wenige Naturforscher von Bedeutung es heute noch gibt, welche diesem

„Darwinismus“ irgend welchen Wert beimessen, er würde sich wahrlich nicht die Mühe genommen haben, aus schwarz weiß machen zu wollen. Im wesentlichen stammen die heutigen Darwinisten alle aus den sechziger und etwa siebziger Jahren, und einmal in dieser Richtung engagiert verharren sie noch darin, während die jüngeren Generationen nur noch historisches Interesse daran nehmen. Unsere Literatur ist voll von immer neuen Belegen für die Deszendenz. Die Umbildung der Arten und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, die Variabilität und ihre Ursachen, die genetische Verknüpfung verschiedenartiger Entwicklungsstufen im Verlaufe der geologischen Formationen beschäftigen die wissenschaftliche Welt, — Beweise für Selektion aber kommen dabei nicht zu Tage. Die abgebrauchten „Erklärungs“-Phrasen des Darwinismus ziehen nicht mehr, die leere Strohdrescherei darüber ist den populären Artikelschreibern zugefallen. So hat es z. B. auf dem mir besonders nahe liegenden Gebiet der Mollusken-Kunde noch niemals einen Zoologen gegeben, der seinen Erfahrungen nach sich als Darwinisten bekannt hätte. Nicht die Phrasen des Darwinismus, sondern ernste Arbeit, das Experiment und die uns freilich noch total verschlossene Erforschung der Ursachen der Variabilität werden kommenden Generationen Einblick in die Mechanik und die Ursache der Artenbildung geben. Uns aber vermag keine Spekulation über die Unzulänglichkeit unseres Wissens hinüber zu täuschen.

Nach ihren allgemeinen Existenzbedingungen im Verhältnisse zu einander zerfallen die Tiere zunächst in zwei Hauptgruppen, solche die einzeln leben und solche die mit andern Individuen ihrer Art verschmolzen sind zu Kolonien. Diese letzteren, die sog. Tierstöcke, interessieren uns hier nicht. Was jene betrifft, so haben wir hinsichtlich der Haushaltung zwei Gruppen zu unterscheiden. Die familienweise zusammenlebenden mit partikularistischer Haushaltung und die Tier-

staaten mit kommunistischer Haushaltung. Es liegt nahe, diese Gegensätze mit jenen zu vergleichen, welche die Sozialdemokratie in der menschlichen Gesellschaft statuiert, indem sie die herrschende partikularistische oder bürgerliche Gesellschaft durch die kommunistische verdrängt sehen will, um so mehr, als auch im Tierreiche das Privateigentum nur der „bürgerlichen" nicht der kommunistischen Gesellschaft bekannt ist. Trotzdem liegen die Verhältnisse total anders, wie eine kurze Besprechung der biologischen Bedingungen im Tierstaate sogleich ergibt.

Staatenbildungen treffen wir im Tierreiche nur bei den Insekten und zwar bei Bienen, Wespen, Ameisen und Termiten. Geologisch reichen dieselben nur bis in das mesozoische Zeitalter zurück, lediglich bei den Termiten ist die Staatenbildung allgemeine Erscheinung innerhalb der Gruppe, bei den andern treffen wir neben hochentwickelten reichbevölkerten Staaten auch solche, welche nur eine geringe Anzahl von Individuen zählen, oder auch solche mit partikularistischer Haushaltung, die man dann als „solitäre" bezeichnet, so namentlich bei Bienen und Wespen. Alle Tierstaaten ausnahmslos sind Monarchien, wobei entweder die während des Hochzeitsfluges befruchtete Königin allein herrscht, oder aber wie bei den Termiten der Hochzeitsflug nur die Brautfahrt ist, und erst während des Nestbaues die geschlechtlichen Funktionen zur Reife kommen und das Männchen dauernder Genosse der Königin bleibt. Nie habe ich bei südamerikanischen Termiten mehr als ein Männchen zur Seite der Königin gefunden, wohl aber zuweilen mehrere Königinnen verschiedenen Alters in einem Stocke. Wo zahlreiche Männchen sich finden, dienen dieselben wie bei Bienen und Wespen nur als Garantie für die Anwesenheit von Männchen zur Zeit des Hochzeitsfluges, später gehen sie ein oder werden wie bei Bienen als unnütz abgeschlachtet.

— Der Zweck ist eben auch im Tierstaate das Regulativ für die Handlungen der Gesellschaft.

Die Aufgabe der Königin oder der königlichen Familie ist aber im Tierstaate eine völlig andere als jene der Herrscher in unseren Staaten, denn ihre Leistung beschränkt sich auf die Erzeugung von Nachwuchs. Die Königin ist im Tierstaate das einzige funktionierende Weibchen und von einer erstaunlichen Fruchtbarkeit. Sie ist zwar das wichtigste Glied im Stocke, aber sie widmet sich weder der Herrschaft noch der Erziehung der Nachkommen. Nur im Anfange ihrer Laufbahn liegt alle Last auf ihr, später wird sie von ihren oft nach vielen Tausenden zählenden Kindern ernährt und gepflegt. Wird sie abgängig oder stirbt sie, so sorgt der Stock für Ersatz.

Die Arbeiter sind sämtlich geschlechtslos. Sie sind fast ausnahmslos Weibchen, deren geschlechtliche Entwicklung infolge unzureichender oder unzweckmäßiger Ernährung zurückgeblieben ist. Es kommt wohl bei Ameisen gelegentlich vor, daß auch ein Arbeiter ein Ei legt, allein dasselbe ist bei Rückbildung der Samentasche natürlich unbefruchtet. Auch die Königin, z. B. bei den Bienen, kann unbefruchtete Eier legen, aus denen dann Drohnen entstehen. Es steht in ihrem Belieben, männliche oder weibliche Eier zu legen, und aus letzteren wird je nach der Behandlung, die ihnen zu teil wird, entweder eine Königin oder ein Arbeiter. Unter letzteren selbst gibt es noch wieder Unterschiede. Bei den Ameisen kommen oft 2, 3 und mehr verschiedene Sorten von Arbeitern verschiedener Größe vor, in einigen Gattungen ist eine dieser Sorten durch die mächtige Entwicklung der Kinnbacken ausgezeichnet. Diese als Soldaten bezeichneten Individuen dienen bald der Verteidigung des Staates, öfter sind sie Packer, welche eine relativ zu starke Beute ergreifen und festhalten oder ihren enormen Kinnbacken fällt die Aufgabe

zu, die eingetragenen harten Samenkörner aufzubeißen. Bei einem Teile der Termiten kommen *Nasuti* vor, deren nasenförmiger Stirnfortsatz von dem Ausführgange einer Drüse durchsetzt ist, welche ein enorm zähes klebriges Sekret liefert, den Leim für die aus Erde oder Holzmehl aufgeführten soliden Bauten.

Privateigentum kennt man im Tierstaate nicht. Liebe, die große Triebfeder, welche neben dem Hunger das Weltgetriebe in Gang erhält, ist dem Arbeiterheere versagt; an Nahrung für alle fehlt es nie, da keine falsche Theorie den Arbeiter von dem Sparen abhält; die feste Wohnung ist allen gemein und wird nach Bedarf erweitert. Der Kommunismus hängt hier aufs Innigste mit der Verkümmerung der geschlechtlichen Funktionen zusammen; wo jedes Individuum geschlechtlich zur vollen Entwicklung gelangt, gibt es keine Staatenbildung, da tritt die Familie auf und mit ihr das Privateigentum.

Hiernach ist es klar, daß der Tierstaat für den von der Sozialdemokratie erstrebten kommunistischen Staat nicht als Vorbild dienen kann. Bebel nähert sich zwar den Prinzipien des Tierstaates, wenn er die künstliche Beschränkung des Zuwachses der Bevölkerung befürwortet, allein ohne Kastration wäre beim Menschen ein geschlechtsloser Arbeiterstand nicht zu erzielen. Schwerlich würden die Sozialistenführer für ein solches Programm Anhänger finden, geschähe es doch, so wäre noch wenig damit gewonnen, da eine künstliche Steigerung der Fruchtbarkeit des Weibes nicht zu erreichen ist. Bebel hat eigentümliche Ideen über den Darwinismus und die Leistungsfähigkeit der künstlichen Züchtung. Er stellte sich vor, daß man durch Züchtung imstande wäre, jede beliebige erwünschte Eigenschaft hervorzurufen, und daß man auf diese Weise auch die Gesinnungs-

weise des Zukunftsmenschen in bestimmte erwünschte Bahnen würde leiten können.

So meint er (p. 198). Die Anwendung der Naturgesetze und der Züchtung wird bezüglich der Erziehung des Menschen „schließlich auch dahin führen, bestimmte körperliche und geistige Eigenschaften hervorrufen zu können, welche ihm die harmonische Entwicklung ermöglichen“. Ferner (p. 195) bezüglich der erstrebten Erreichung gleich günstiger Lebensbedingungen für Alle: „ein solcher Zustand wirkt schließlich dergestalt auf die Intelligenz und Einsicht ein, daß der Gedanke an Herrschaft über andere gar keinen Platz mehr in einem Gehirn findet“. (!)

Wäre das richtig, so würde die Züchtung eines geschlechtslosen Proletariates die Lösung der sozialen Frage bringen können. Indessen ruhen alle diese Voraussetzungen auf einer ganz irrigen Basis. Die Züchtung kann sich nur der bereits vorhandenen Variationsbestrebungen bemächtigen und so bestimmte Erscheinungen höher ausbilden oder unterdrücken, nie aber vermag sie bestimmte Variationen zu erzeugen. Es ist ebenso unmöglich, einer Blume jede Farbe und jeden Duft anzuzüchten, als einer Katze Hörner. Für die menschliche Gesellschaft würde die Züchtung nur sehr geringe Dienste zu leisten imstande sein. Ohne Zweifel würde man, wenn es ein Vorteil oder eine Notwendigkeit wäre, rote Haare und Sommersprossen ausmerzen können, aber nur, indem man alle damit beanlagten Kinder umbrächte. Diese „Auslese“ der Züchtung zieht eben Bebel nicht in Betracht.

Da es somit keine Möglichkeit gibt, die menschliche Gesellschaft in einer dem Kommunismus des Tierstaates ähnlichen Weise zu organisieren, betrachten wir die zweite der im Tierreiche entwickelten Wirtschaftsweisen, die partikularistische, wobei selbstverständlich alle niederen Organismen

mit hermaphroditischen Geschlechtsorganen außer Betracht bleiben. Allgemeine Gesichtspunkte lassen sich angesichts der enormen Mannigfaltigkeit der biologischen Bedingungen schwer herausschälen. Es gibt Insekten, welche Jahre lang als Larven leben, um dann für wenige Stunden als geschlechtsreifes Tier und ohne noch Nahrung aufzunehmen dem Fortpflanzungsgeschäfte zu leben. Neben treuer Ehe treffen wir Polygamie und Polyandrie, neben aufopfernder Liebe den einsiedlerischen Griesgram der Spinnen, denen das kleinere oft zwerghafte Männchen selbst am Hochzeitstage nicht nahen darf, ohne in schwerer Gefahr zu schweben, vom Weibchen verspeist zu werden. Fast alle Tugenden, Fehler und Leidenschaften der Menschenbrust lassen sich auch im Tierreiche durch Beispiele belegen. Wenn sich somit allgemeine Züge nicht angeben lassen können, so darf man doch sagen, daß, und zumal auch bei den höheren Tieren, die Bildung einer Familie, die Vereinigung von Mann und Weib in einem Hausstande, eine gewisse Fürsorge für die Wohnstätte und sorgsame Pflege der Nachkommenschaft die Regel bilden. Das gesellige Zusammenleben schreitet nur ausnahmsweise bis zu gemeinsamer Brutpflege vor, niemals zur Fürsorge für die Ernährung der Gesamtheit. Die erworbene Nahrung ist Privateigentum, fast immer auch Wohnung und Brut.

Um dieses sich klar zu machen, braucht man den Begriff des Eigentumes nur durch jenen seiner Verneinung oder Bestreitung zu prüfen, denn geraubt und gestohlen kann uns eben doch nur werden, was unser Eigentum ist. Wenn ein Wasservogel nach stundenlangem Harren endlich einen lohnenden Braten in Form eines Fisches erjagt hat und nun andere ihm die Beute streitig machen, so kann dies nur mit dem Diebstahle verglichen werden. Es gibt auch professionelle Räuber, welche es leichter finden, anderen die Beute abzujagen, als selbst zu fischen, so die Raubmöven. Brehm erzählt uns,

wie er bei seiner Nordlandfahrt die Brüteplätze der Seevögel beobachtete und namentlich auch durch den Diebstahl der Eier frappiert wurde; hatte ein Vogel sein Nest verlassen, so benutzte die Nachbarin die Gelegenheit ein Ei von jenem in ihr Nest zu rollen, was die Betrogene ihrerseits bei Gelegenheit wieder vergalt. Nicht einmal das Nest, welches der Vogel oft mit außerordentlicher Geduld und staunenswertem Geschicke sich erbaut, ist sein unbestrittener Besitz. Nicht immer sind es nur aufgelesene Halme, Federn usw., aus denen das Nest konstruiert wird, in manchen Fällen liefert der Vogel selbst einen Teil des nötigen Baumateriales, zumal ist es das klebrige Sekret der Speicheldrüsen, welches als Kitt Verwendung findet. So stellt der südamerikanische Töpfervogel *(Furnarius)* seine backofenförmigen Nester aus Lehm her, so auch die Schwalben. Nun hat man öfters beobachtet, daß ein Schwalbennest von einem Paare Spatzen besetzt wurde, ohne daß es den rechtmäßigen Eigentümern möglich gewesen wäre, die frechen Eindringlinge zu vertreiben. Nur Rache vermögen die Schwalben zu nehmen, indem sie rasch und unversehens das brütende Spatzenweib durch Vermauerung des kleinen Flugloches einschließen und lebendig begraben, es dem Tode durch Verhungern und Ersticken preisgebend.

Nichts kann klarer sein, als daß die Nahrung, welche ein Tier erbeutet hat, oder daß das Nest, welches ein Vogel sich erbaut, und die Eier, welche er hineingelegt hat, sein Eigentum sind. Wo ihm dieses genommen wird, liegt ebenso klar Diebstahl und Raub vor, als wenn einer Familie ihr Hausgerät oder einem Geschäftsmann nächtlicherweile der Inhalt seines Ladens ausgeräumt wird. Der ganze Unterschied zwischen der partikularistischen Haushaltung im Tierreiche wie in der menschlichen Gesellschaft ist eben lediglich ein gradueller, bedingt durch das größere Maß von Ansprüchen

und Bedürfnissen, welches beim Menschen, selbst auf den niedersten Stufen der Gesittung, als Folge seiner kulturellen Entwicklung sich einstellt.

Vergleicht man die sozialen Zustände im Tierreiche mit jenen der menschlichen Gesellschaft, so kann man von ersteren nur sagen: Der kommunistische Staat ist an die Geschlechtslosigkeit des Arbeiterstandes geknüpft; wo es geschlechtliche Paarung aller Individuen einer Art gibt, tritt mit dem Leben in Isolierung oder in Familien auch das Privateigentum auf.

Man könnte wohl den Satz vertreten, daß der Mensch, wie er eben doch nur ein Glied in der großen Kette der höheren Organismen ist und zumal auch in sexueller Beziehung von den übrigen Säugetieren nicht getrennt werden kann, auch in bezug auf seine sozialen Verhältnisse Beziehungen zu den nächstverwandten Geschöpfen darbieten müsse. Andererseits kann uns das Tierreich niemals als Muster für unsere sozialen Einrichtungen dienen, denn wir finden ebenso gut wie für die Tugenden, so auch für die Laster und Verbrechen der menschlichen Gesellschaft die Seitenstücke im Tierreiche bis zur krassesten Ausbeutung der Schwächeren durch Sklaverei, so z. B. bei Ameisen. Und andererseits ist eben doch die menschliche Gesellschaft durch die Eigenart und Vollendung ihrer kulturellen Entwicklung zu Zuständen gelangt, welche auch neue eigenartige Formen des sozialen Lebens bedingen müssen.

Wir kommen daher hier an dem Punkte an, wo der Naturforscher dem Nationalökonomen das Feld räumt. Trotzdem mag es gestattet sein, einige weitere Betrachtungen hier anzuknüpfen, die nichts prätendieren als ein Ausdruck des „gesunden Menschenverstandes“ zu sein.

Sicher ist sehr vieles berechtigt an der Kritik, welche die Sozialdemokratie an den Zuständen im heutigen Europa übt. Viele Millionen Menschen stehen in Waffen bereit, um

jeden Augenblick durch blutigen Krieg alle Segnungen der Kultur zuschanden werden zu lassen, indes Handels- und Zollangelegenheiten die Schwierigkeiten der Lage erhöhen. Wäre Europa ein Staatenbund, so gäbe es keine Kriege mehr, stehende Heere wären so entbehrlich wie in Nordamerika. Die Ausschreitungen des Kapitalismus, selbst in seinen wildesten Orgien als Ring usw., sind nirgends bekämpft. Wenn es heute einem Millionenkonsortium Nordamerikas einfiele, alles erwerbbare Land in Europa aufzukaufen und brach liegen zu lassen, um den Wert der amerikanischen landwirtschaftlichen Produkte um das dreifache zu steigern, so würde die heutige Gesetzgebung noch nirgends die Mittel bieten zur Verhütung des Unfuges, das arme Landvolk würde sich das Fell über die Ohren müssen ziehen lassen, wie seinerzeit das irische Volk durch die englischen Kapitalisten.

Auch in Deutschland sind die Landverhältnisse unhaltbar. Die 17 größten Grundbesitzer Deutschlands, zu denen vor allem die früheren Reichsunmittelbaren gehören, besitzen ein Neuntel der Gesamtoberfläche des Deutschen Reiches. Noch 136 solcher Großgrundbesitzer — so haben 150 Leute alles Land in Deutschland in Händen, das „Volk“ mag dann auswandern. Bis jetzt steht solchen Ausschreitungen des Kapitalismus nichts im Wege; kein Gesetz gibt die Maximalgröße des Landbesitzes an, keine Progressiv-Steuer setzt dem Skandal ein Ende. Die Lage der so vielfach nach Brasilien auswandernden Landarbeiter in Pommern bietet kaum Unterschiede gegen die Zustände in Irland. Verhungern mag, wer in Armut und Krankheit erwerbsunfähig wird, Almosen gibt ihm zeitweise und unzureichend die Mildherzigkeit, der Staat aber erkennt für sich nicht die Verpflichtung an, den Arbeitslosen und seine Familie ausreichend zu verpflegen. Man darf getrost behaupten, daß der Wunsch nach Besserung dieser Mißstände durch alle Schichten der Nation in Deutsch-

land Sympathien genießt bis zur höchsten Stelle. Warum nun die ablehnende Haltung der Sozialdemokratie, die sich statt Hilfe anzunehmen in der Rolle des wilden Mannes gefällt, der auf Krisen hofft, statt sie zu verhindern bestrebt zu sein?

So berechtigt fast durchweg Bebels Kritik erscheint, so schwach ist das Nebelbild eines Zukunftstaates, das er entwirft. Welche Widersprüche! Freie Disposition des Individuums über seine Arbeitstätigkeit und „Dirigierung“ der arbeitenden Massen an die Stellen, wo sie fehlten. Abschaffung von „Geld“, aber Bezahlung mit Arbeitsmarken, freiheitliche Entwicklung aber Vergewaltigung Aller, welche ihren Glauben an Gott nicht preisgeben wollen. Diese Widersprüche sind viel diskutiert worden; uns, um auf unser Thema zurückzukommen, interessieren nur zwei Punkte, die Stellung der Frau und das Privateigentum. In beiden Punkten steht der sozialistische Entwurf mit Tatsachen in Widerspruch, welche naturwissenschaftlich gut begründet erscheinen. Es ist in der Konstitution und in den physiologischen Bedingungen des Weibes bedingt, daß diesem im sozialen Leben eine andere Rolle zufällt als dem Manne. Es ist keine gesellschaftliche Ordnung von Wert denkbar ohne die Bande des Familienlebens, welches dem Weibe die Fürsorge für die Häuslichkeit und die Nachkommenschaft zuweist. Weder das auf gleicher Stufe mit einem Lieblingspferde stehende faule Luxus-Weib, noch die ihrer Familie durch Fabrikarbeit entzogene Frau des Proletariers stellen Stufen von innerem und bleibendem Werte im Entwicklungsgang unseres kulturellen Lebens dar. Nur die Stellung der Frau kann als eine ideale gelten, bei welcher auch ihr Pflichten zufallen, bei welcher aber auch keine äußeren Momente sie der Hingabe an ihr häusliches Wirken entziehen.

Der zweite Punkt, in welchem die Sozialdemokratie über das Ziel hinausschießt, ist die völlige Abschaffung des Privateigentums. Es kann nicht unsere Aufgabe sein zu untersuchen, ob oder in welcher Weise eine Verstaatlichung der Arbeitsmittel möglich sei, welche namentlich für den Grundbesitz sehr ansprechend erscheint, wie sie denn schon vielfach durchgeführt war, und es z. B. in manchen Kantonen der Schweiz auch heute noch ist. Wie es nirgends in der Schöpfung ein Leben in Familien gibt ohne Privateigentum, so wird auch in der sozialen Ordnung der menschlichen Gesellschaft dasselbe nie ganz zu entbehren sein. Wohl mag das Maximalmaß an Vermögen staatlich bestimmt werden, resp. das erreichbare Optimum; nötigenfalls auch das Erbrecht beseitigt oder beschränkt werden, eine gänzliche Abschaffung des Privateigentums erscheint untunlich. Selbst der Zukunftsstaat Bebels schafft es nur scheinbar ab, da er Arbeitsscheine als Zahlungsmittel einführt, und diese Quittungen sind Geld, mögen sie nun aus Gold oder aus Papier bestehen. Es liegt im Wesen der menschlichen Natur begründet, daß es fleißige und faule, gute und böse, sparsame und verschwenderische Menschen gibt, und darum wird es auch stets Ungleichheit im Besitz wie in der Wertschätzung der Mitbürger geben, ebenso auch Unzufriedene und Verbrecher. Die Einrichtung eines idealen Zustandes der Gesellschaft, wie ihn Bebel schildert, kann notwendigerweise nur in der Phantasie gelingen.

Dies aber eben ist es, was wir naturwissenschaftlicherseits der Sozialdemokratie entgegenhalten müssen, daß sie Forderungen und Ideen in das Bild ihres Zukunftsstaates einfügt, die in Widerspruch stehen mit den allgemeinen Existenzbedingungen, welche aus der Organisation des Menschen sich ergeben. Die Kultur, wie absonderliche Wege sie auch manchmal einschlagen mag und in wie mannigfacher

Formung sie sich nach Zeit, Ort und Volk auch präsentieren mag, ist doch im großen und ganzen in ihren Zielen und Wegen eingeschränkt durch die physiologischen Leistungen und Ansprüche des Körpers, und eine soziale Reformbewegung, welche hierzu in Widerspruch tritt, ist praktisch nicht durchführbar. Solche Punkte, denen gegenüber der von der Sozialdemokratie betriebene Kampf aussichtslos bleiben muß, sind: Die individuelle Variation in der Charakter-Anlage, die Regulierung der Fortpflanzung in der Form der Familie und die Existenz von Privateigentum.

Solange die Sozialdemokratie wähnt auf darwinistischer Grundlage die Gesinnungsweise des Menschen modifizieren und durch Umbildung der sozialen Verhältnisse die Verbrechen beseitigen zu können, so lange sie behauptet, jedwedes Privateigentum abschaffen zu können und gegen die Familie als Basis der Fortpflanzung und Kindererziehung ankämpft, wird man meines Erachtens ihr naturwissenschaftlicherseits den Besitz eines realisierbaren Programms nicht zugestehen können. Übrigens scheinen mir alle diese Punkte keine notwendigen Elemente in der Kernfrage des Sozialismus zu bilden, und da dieser, wie von seinen Führern anerkannt wird, bezüglich des positiven konstruktiven Teiles seines Programms noch vielerlei Modifikationen erleiden wird, so mag es der Zukunft vorbehalten bleiben, die vielen Nebenfragen, welche die Sozialdemokratie zu ihrem Schaden mit dem essentiellen Teile ihres Programms verquickt hat, teils fallen zu lassen, teils zu modifizieren. Vieles in den Ideen und Forderungen der Sozialdemokratie ist wohl begründet und wird ohne Zweifel zur Grundlage künftiger Verfassungsformen werden, denn gute und berechtigte Prinzipien, welche einen Fortschritt in der Entwicklung der Menschheit bedingen, werden nicht dauernd durch reaktionäre Mittel niedergehalten. Andererseits aber enthält die Sozialdemokratie in

ihrem heutigen Programme so vieles Verkehrte und Unwesentliche in Verbindung mit einer so weit gehenden Unduldsamkeit gegen die Überzeugungen Anderer, daß man sie nur als eine Oppositionspartei ansehen kann, nicht als eine praktisch realisierbare Prinzipien verfolgende Partei. Dauerndes schafft nicht einseitige Parteipolitik oder rohe Gewalt, nur gesunde Ideen können dies leisten. Diesen zum Durchbruch zu verhelfen ist Sache der Kritik und einen Beitrag in diesem Sinne vom naturwissenschaftlichen Standpunkte aus zu geben bezwecken diese Zeilen.

Viertes Kapitel.

Die geographische Verbreitung der Flußmuscheln.

(Das Ausland, Stuttgart 1890, Nr. 48—49.)

(Übersetzt: „The Geological Distribution of the Fresh-water Mussels“. The New Zealand Journal of Science, Vol. I, Dunedin 1891, p. 151—154.)

Als vor einiger Zeit Herr Dr. von den Steinen das Programm für die künftige Arbeit des „Auslandes“ entwarf, ließ er die Frage, wie weit dabei Tier- und Pflanzenwelt Berücksichtigung finden sollten, offen. Die Beschränkung des Arbeitsfeldes auf Erd- und Völkerkunde schließt naturgemäß Aufsätze rein zoologischen oder botanischen Inhalts aus. Das Kleid der Erde aber, wie es in so charakteristischer Weise die klimatischen Unterschiede verschiedener Kontinente und ihrer einzelnen Länder zum Ausdrucke bringt, das Tier- und Pflanzenleben, welches den Menschen in verschiedenen geographischen Breiten umgibt, und die mannigfachen Beziehungen, in welchen derselbe zu fast allen Gebieten seines Kulturlebens steht, sind zu innig mit der rein geographischen Kenntnis des Erdballs verknüpft, als daß sie außer Betracht gelassen werden könnten.

Eine diesen Gesichtspunkten nicht gerecht werdende Behandlung der Erdkunde könnte in ihrer Einseitigkeit nie befriedigen, sie würde viele der Errungenschaften eines Humboldt, Ritter, Hehn und anderer preisgeben. Wenn man erwägt, welch ein großer Unterschied in der Behandlung der Pflanzengeographie zwischen den Arbeiten eines Humboldt und Griesebach einerseits und eines Engler andererseits besteht, wie sehr auf diesem wie auf zoogeographischem Gebiete noch alles im Werden ist, so würde es jedenfalls eher der Begründung bedürfen, wenn man alle diese wichtigen Gebiete des Wissens und Forschens von einer geographischen Zeitschrift fernhalten wollte, als es im Gegenteile für deren Einschluß in das Arbeitsprogramm erforderlich erscheint.

Es sind aber nicht nur die eben geltend gemachten Gründe, welche den Geographen zwingen, die organische Welt, in deren Mitte und als deren Teilglied der Mensch auf der Erde sich präsentiert, zu berücksichtigen, es kommt noch ein anderer wesentlicher Umstand hinzu, auf welchen hier besonders hingewiesen werden soll. Einen Einblick in die natürliche Gliederung der Erdteile kann nur die Kenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte geben. Großenteils sind wir hierfür auf die geologischen Aufschlüsse angewiesen. Allein abgesehen von der lückenhaften Entwicklung der einzelnen Schichten, die immer nur ein mäßig sicheres und unvollkommenes Bild gewährt, fällt jede Möglichkeit geologischer Erforschung für die unter den Meeresspiegel versenkten Gebiete weg. Hier tritt nun die Tier- und Pflanzengeographie ergänzend ein. Es hätte des geologischen Nachweises des tertiären Zusammenhanges zwischen Europa und Nordafrika nicht bedurft, um diese Tatsache zu erkennen, zu welcher auch die Tiergeographie gekommen ist. Und in vielen anderen Fällen sind wir lediglich auf letztere angewiesen. Ein Beispiel möge dies erläutern!

In einer zur Veröffentlichung vorbereiteten Abhandlung über die Herkunft der Säugetiere Brasiliens glaube ich den Nachweis führen zu können, daß ein Austausch von Säugetieren zwischen Nord- und Südamerika erst ganz am Ende der Tertiärzeit stattfand. Da nun die Alte Welt mit Nordamerika zusammen immer sicherer sich als das Ursprungsgebiet der plazentalen Säugetiere erweist, und diejenigen Familien, welche, zumal an Nagetieren, für Südamerika besonders charakteristisch sind, frühtertiär nur in Europa, nicht aber in Nordamerika vertreten sind, so ist es klar, daß Südamerika seinen ursprünglichen Stock von Säugetieren aus der Alten Welt erhalten hat. Der Untergang der alten Verbindungsbrücke, der Fortbestand des zentralamerikanischen, beide Ozeane verbindenden Meeres bis gegen Ende der Tertiärzeit haben Südamerikas Tierwelt infolge eben der lange währenden Isolierung sein so wunderbar eigenartiges Gepräge aufgedrückt. Über die Lage dieser alten Brücke, der fabelhaften Atlantis, ist zurzeit keine Mutmaßung mit einiger Wahrscheinlichkeit begründbar. Gelingen aber wird auch die Lösung dieses Problems; das Mittel dazu liefern vor allem die Küstenmollusken, welche weder durch die Meerestiefen wandern, noch durch Strömungen als Larven auf so große Entfernungen übertragbar sind. Die Zahl der Konchylienarten, welche man in Südamerika und den Antillen einerseits, im Mittelmeer und an den Küsten Westafrikas andererseits findet, ist schon recht erheblich. Neuerdings sind auch einige Nudibranchien, die man bisher nur vom Mittelmeer und vom ostatlantischen Ozean kannte, von mir (*Doris verrucosa*, Brasilien) und Bergh (*Tethys leporina*, Golf von Mexiko) nachgewiesen worden. Es gibt zwar viele Naturforscher, denen die Möglichkeit eines solchen Zusammenhangs wegen der großen Tiefe des Atlantischen Ozeans ausgeschlossen erscheint, allein ein verständiger Grund, warum Hebungen um 8000 m, wie sie in

den Anden nachgewiesen sind, leichter begreiflich sein sollen als gleich bedeutende Senkungen, ist nirgends vorgeführt. Die Wissenschaft wird über solche Bedenken zur Tagesordnung übergehen, sofern sich die oben geltend gemachten Gründe, denen zahlreiche andere ergänzend sich anschließen, als zwingend erweisen.

Die geographische Verbreitung der Säugetiere in Verbindung mit ihrem geologischen Auftreten und ihrer Verbreitung während der Tertiärzeit liefert somit ein ausgezeichnetes Hilfsmittel zur Erkennung der Verteilung und Verbindung von Land und Wasser während der Tertiärzeit. Für die Sekundärperiode, wo plazentale Säugetiere noch nicht oder kaum vorhanden waren läßt dieses Hilfsmittel aber gänzlich im Stich. Gleichwohl werden wir auch dahin kommen, selbst für diese entlegenen Perioden aus der geographischen Verbreitung der Tiere Rückschlüsse auf die Wege der Verbreitung ziehen zu können. Es sind aber nicht die Säugetiere, welche hierfür in Betracht kommen, sondern die Süßwasserfaunen. Wenn man die Verbreitung der Süßwasserfische studiert, so wird man durch die Tatsache überrascht, daß dieselbe ganz andere tiergeographische Regionen aufzuweisen hat, als die Landfauna. Eine Karte der verschiedenen Reiche der Süßwasserfische sieht ganz anders aus als jene, in welche die Wallaceschen Regionen der Landfaunen eingetragen sind. Weder die Tatsache ist bisher genügend gewürdigt, noch eine befriedigende Erklärung dafür gegeben worden. Ist es nicht im höchsten Grade überraschend, in einer solchen Karte Chili und Patagonien vom übrigen Reste Südamerikas getrennt und mit Neu-Seeland vereinigt zu sehen? Wir werden finden, daß hinsichtlich der Süßwasser-Mollusken ein ganz entsprechendes Verhältnis besteht. Und doch ist die Erklärung unschwer zu geben. Es zeigt sich nämlich beim Studium der Süßwasser-Mollusken, daß die paläonto-

logisch am frühesten erscheinenden Gattungen zugleich auch die kosmopolitischen oder weitest verbreiteten sind. In allen Erdteilen und auf zahlreichen größeren Inseln findet man in den Bächen und sonstigen Gewässern vertreten die Gattungen *Planorbis, Physa, Limnaea* und *Ancylus*.

Sie alle sind schon im Jura, ja zum Teil schon in der Karbonformation nachgewiesen und repräsentieren die älteste, also schon paläozoische Süßwasserfauna. Ihre weltweite Verbreitung würde bei der heutigen Verteilung von Wasser und Land ein Rätsel bleiben müssen. Wollte man annehmen, daß überall mehr oder minder gleichartige Bedingungen und passive Wanderungen aller Art eine so gleichmäßige Verteilung dieser Gattungen erklären könnten, so würde man es nicht verstehen können, wie neben diesen weit verbreiteten Gattungen auch solche mit engumgrenztem Wohnbezirke vorkommen. Es setzt daher diese weite Verbreitung notwendig eine von der gegenwärtigen sehr abweichende Gestaltung und Verbindung der einzelnen Erdteile voraus. Auch für die bereits im Jura sicher vertretene Gattung Unio gilt noch das Gleiche, während alle übrigen erst später erscheinenden Gattungen der Najaden oder Flußmuscheln eine vollkommen andere geographische Verbreitung aufweisen. Namentlich die erst am Beginn der Tertiärzeit oder kurz zuvor auftretende Gattung Anodonta und ebenso die Süßwasserschnecken der Gattung Ampullaria und ihre nächsten Verwandten haben eine weit engere Verbreitung, sie fehlen auch beide in Chili und Westperu wie in Neu-Seeland und Australien. Es hat mithin zur Zeit der Entstehung und Verbreitung dieser großen, d. h. sehr artenreichen Gattungen an einer Verbindung Australiens mit dem asiatischen Festland und seinen Inseln gefehlt, so daß dieselben in Ermangelung der Verbindungsbrücke Australien und Neu-Seeland nicht er-

reichen konnten. Ein ganz entsprechender Fall liegt vor in der Süßwasserfauna von Chili und Peru, welche zwar die alten Süßwassergattungen aufweist, nicht aber die erst später hinzugekommenen Gattungen Ampullaria und Anodonta. Es sind die zu Beginn der Tertiärzeit emporgestiegenen Anden gewesen, welche diesen und anderen im übrigen Südamerika so reich vertretenen Süßwassergattungen neuerer Zeit den Zugang verlegten. Die tiergeographischen Ergebnisse stehen hier mit den paläontologischen in einer so wunderbaren Übereinstimmung, daß es schwer zu verstehen ist, wie man nicht längst darauf aufmerksam wurde. Es ergibt sich also, daß, wie die Verbreitung der Säugetiere für die Tertiärzeit, so jene der Süßwassertiere für die Sekundärperiode das Mittel abgibt zur Erkennung der ehemaligen Landverbindungen oder der Gestaltung und des Zusammenhangs der Erdteile. Es wird daher die Süßwasserfauna in bisher ungeahnter Weise bedeutungsvoll für zoogeographische Zwecke; ihre Erforschung wird sehr viel mehr in den Vordergrund treten.

Um diese Ergebnisse im einzelnen besser zu begründen und zu erläutern, soll im folgenden die Verbreitung der Süßwassermuscheln der Familie der Najaden geschildert werden. Diese Muscheln bilden nicht nur die artenreichste, sondern auch die in Erscheinung und anatomischem Baue am meisten variierende Familie der Muscheln. Schon in der Schale bieten sie eine Mannigfaltigkeit, wie wir sie in keiner anderen Familie der Muscheln wieder antreffen. Neben Formen mit papierdünner Schale trifft man andere mit überaus dicker schwerer Schale, neben solchen mit glatter andere mit rauher, mit Furchen, Leisten oder selbst Stacheln versehener Außenfläche. Das Schloß der Schale ist bald einfach kreneliert *(Pleiodon)*, bald mit mehreren starken, ineinander greifenden Zähnen ausgerüstet, oder es sind die Zähne teilweise oder ganz verschwunden. Die Mantellinie der Schale ist in der

Regel einfach, bei anderen aber ist sie am Hinterende eingebuchtet, ein Zeichen, daß der Mantel an dieser Stelle mit Siphonen versehen ist. Bei Unio sowohl wie bei Anodonta sind die Ränder des die Schale erzeugenden Mantels frei, d. h. untereinander nicht verwachsen, mit Ausnahme nur des Hinterteiles, wo sie in der Gegend des Afters eine kurze Strecke verwachsen sind. Es wird dadurch eine Analöffnung des Mantels gebildet, durch welche die Kotmassen und das bei der Atmung verbrauchte Wasser entleert werden. Unter dieser Öffnung bilden die Mantelränder, ohne dabei zu verwachsen, eine andere Öffnung, welche zur Einziehung des Wassers dient. Bei manchen Gattungen findet nun hinter dieser Öffnung eine abermalige Verwachsung der Mantelränder statt, wodurch eine hinter und unter der analen liegende Kiemen- oder Branchialöffnung gebildet wird. Man hat versucht, die Gattungen, welche mit zwei solchen Siphonalöffnungen versehen sind, als eine besondere Familie der Muteliden den übrigen Unioniden entgegenzustellen. Es entspricht das aber keineswegs den wirklich zwischen den verschiedenen Gattungen obwaltenden Unterschieden, welche vielmehr gegeben sind durch den Gegensatz der zahnlosen, d. h. mit glattem Scharnier versehenen Anodonten und der mit ineinander greifenden Zähnen des Schloßrandes ausgestatteten Arten der Gattung Unio. Um jede dieser beiden Hauptgattungen gruppieren sich einige andere Gattungen, von jeder der beiden genannten Gattungen aus ist es durch Verwachsung der Mantelränder zur Bildung von Gattungen gekommen, welche mit zwei Siphonalöffnungen versehen sind.

Neben einigen weit verbreiteten Gattungen hat die Familie der Najaden eine Anzahl anderer kleinerer Gattungen aufzuweisen, von denen einige auf Afrika, die größere Zahl ausschließlich auf Südamerika beschränkt sind. Zu letzteren gehören aus der Anodontagruppe: die *Genera Aplodon Spix*

(Monocondylaea), *Mycetopus* und *Columba (Leila)*: aus der Uniogruppe: *Hyria*, *Castalia* und *Castalina*. Letztere von mir aufgestellte Gattung begreift einige zwischen Unio und Castalia stehende Arten, welche nicht die regelmäßig gezähnelten Seitenzähne von Castalia besitzen, mit dieser aber in der Regel durch den Besitz von zwei Siphonalöffnungen übereinstimmen. Außer dem Typus *C. Martensii* v. Ih. des Rio Camaquam ziehe ich dahin *C. psammoica* Orb., *Orbignyana* Hupé und *sulcata* Krauss. *Unio nodulosus*, den noch Neumayr kürzlich als Castalia in Anspruch nahm, ist offenbar ein nordamerikanischer Unio, und die ganze Hypothese Neumayrs, welcher die Unionen durch Vermittlung der Castalien von Trigonien ableiten wollte, stellt die Tatsachen auf den Kopf. In Wahrheit ist Unio die älteste und über die ganze Erde verbreitete Gattung der Familie, wogegen Castalia auf Südamerika beschränkt und ohne besondere paläontologische Bedeutung ist. Die Castalien sind in der Tat nichts anderes als durch Vermittlung von Castalina aus südamerikanischen Unionen hervorgegangene modifizierte Formen.

Die erwähnten, für Südamerika charakteristischen Gattungen stehen alle untereinander oder mit den übrigen ebenda vorkommenden Najaden in näherer Beziehung. Von Bedeutung erwies sich hierfür die Untersuchung der Entwicklungsvorgänge. Alle Najaden haben Brutpflege. Die befruchteten Eier werden nicht aus der Schale ausgestoßen, sondern gelangen in die jederseits als zwei häutige Lappen zwischen dem Körper und dem die Schale erzeugenden Mantel gelegenen Kiemen. Hier verbleiben sie bis zur beendeten Entwicklung der Larve. Man hat sich daran gewöhnt, die in Europa beobachteten bezüglichen Verhältnisse zu generalisieren, sie als für alle Najaden gültig anzusehen, was ein großer Irrtum ist. Die Larven der europäischen Anodonten und Unionen durchlaufen ihre Entwicklung in der äußeren

Kieme. Wenn sie schließlich ausgestoßen werden, so gelangen sie mittels eines langen Kleb- oder Byssusfadens an die Haut von Fischen, wo sie sich mit einem beweglichen dornigen Schalenaufsatze ihrer kleinen Schale anheften und von der Epidermis umwachsen werden, um erst nach nahezu beendeter Metamorphose wieder frei zu werden. Schon in Nordamerika gibt es viele Arten, deren Embryonen den Schalenaufsatz nicht besitzen, und bei allen untersuchten südamerikanischen Najaden vermißte ich ihn, wie ich auch nie encystierte Larven auf Fischen antraf. Die Entwicklung verläuft also hier wesentlich anders und vollzieht sich bei allen bisher darauf untersuchten Najaden Südamerikas in der inneren Kieme, was vermutlich das ursprüngliche Verhalten darstellt. Auch sonst schließen sich in Anatomie und Entwicklung die Anodonten von Südamerika an die Unionen ihrer Umgebung, die europäischen Anodonten aber an die Unionen Europas an. Es scheint daher, daß die Gattung Anodonta sich nicht einheitlich entwickelt hat, sondern in den verschiedenen Erdteilen ihre besondere Geschichte hatte. Jedenfalls können die südamerikanischen Anodontaarten nicht bei diesem Genus bleiben, wofür sich auch aus der Schale Anhaltspunkte ableiten lassen. Ich habe eine sehr überraschende Beobachtung gemacht bezüglich der Entwicklung der einzigen darauf untersuchten hiesigen Anodonta, der *A. Hertwigii* v. Ih., die nebenbei bemerkt Zwitter ist. Die Larve wird nicht von der kleinen Schale umschlossen, aus welcher nach hinten ein schwanzartiger Körperteil hervorhängt, der hinten gespalten ist und in zwei mit dicken Borsten besetzte Greiflappen endet. Eine solche Larve ist noch von keiner anderen Najade bekannt, vermutlich repräsentiert sie die Larvenform der ältesten Najaden, und es wird zu erforschen sein, wie weit solche archaische Larven noch bei anderen Gattungen der Najaden, etwa den afrikanischen Spatha, vorkommen. Über Entwick-

lung afrikanischer Najaden wissen wir noch gar nichts. Es wäre sehr zu wünschen, daß das lebhafte, heute der Erschließung Afrikas gewidmete Interesse auch nach dieser Richtung hin Wandlung schaffe!

Wer in der Nähe von mit Muscheln besetztem Wasser sein Standquartier hat, wird leicht zur Lösung der Aufgabe beitragen können. Es ist, wenn man eine solche Muschel öffnet, und in ein Becken mit Wasser legt, sehr leicht, die jederzeit zwischen Mantel und Fuß herabhängenden Kiemen zu sehen und darauf zu untersuchen, ob sie beide leer sind, oder ob eine von ihnen Eiermassen birgt. In letzterem Falle würde man das Tier mit samt der wiedergeschlossenen und zugebundenen Schale in ein Glas mit Alkohol oder Branntwein zu legen haben. Ist die Schale zu groß, so läßt man das Tier in etwas Schnaps absterben, nimmt es aus der Schale und legt es samt einem Zettel in etwas Tuch gewickelt in das Glas, nachdem man auf den Zettel, wie in die Schale die gleichlaufende Nummer mit Bleistift notiert hat. Wer zur Untersuchung keine Zeit hat, kann einfach die aus dem Wasser gezogene und abgewaschene Schale samt Tier in das Sammelglas mit Branntwein einlegen. Sorgfältige Notierung des Fundortes und das Datum sind nicht zu vergessen.

Die Najaden bilden, wie schon bemerkt, eine sehr artenreiche Familie. Neuerdings ist eine „Nouvelle école“ der Malakologen in Frankreich bemüht, diese Speziesmacherei im großen zu betreiben, wobei jede geringfügige Änderung der Form einen neuen Namen erhält, und aus einer Art deren 1—2 Dutzend gemacht werden. Wer wie Lea und ich die ganze Gruppe eingehend studiert, kann unmöglich verkennen, daß gerade Europa recht arm an verschiedenartigen Typen von Najaden ist, und er wird daher ein solches Verfahren um so weniger billigen können, als dabei die Variationsbreite der Art an ein und demselben Fundorte, die Ver-

änderung der Schale nach Alter, Geschlecht und Standort gar nicht studiert werden. Aber auch bei einer etwas vorsichtigeren und strengeren Kritik bleibt die Familie überaus artenreich. In der letzten Ausgabe seiner Synopsis der Najaden von 1870 zählt Lea 1293 lebende Arten auf, von denen ihm aber 224 nicht durch Augenschein bekannt waren. Davon entfallen etwa 1000 Arten auf die Gattung *Unio,* 200 auf *Anodonta,* 100 auf die kleineren Gattungen. Wenn auch viele der von Lea aufgeführten oder beschriebenen Arten in der Synonymie wieder untertauchen werden, so bleibt doch, vom Zuwachs der letzten 20 Jahre abgesehen, eine überaus große Zahl von Arten übrig, und es ist klar, daß alle aus der Entwicklung und Anatomie sich ergebenden Anhaltspunkte zur Gruppierung sehr dankbar aufgenommen werden müssen. Es ist daher sehr zu wünschen, daß die Forschungsreisenden künftighin dieser Gruppe besondere Aufmerksamkeit schenken und zumal auch Tiere, besonders trächtige, in Alkohol aufbewahren. Die Schalen, von denen möglichst eine größere Anzahl von jeder Art zu sammeln ist, trocknet man, nachdem das Tier durch Kochen getötet und entfernt worden ist, durch Einklemmen zwischen Leisten oder nach Umwicklung mit Bindfaden in geschlossenem Zustande, wobei kleine und junge, sowie gut ausgewachsene aufzuheben sind.

Die Verteilung der Najadengattung über Südamerika ist eine eigentümliche. In den westlich der Anden gelegenen Teilen von Peru und Chili findet man lediglich die Gattung *Unio,* welche auch östlich der Anden überall angetroffen wird. Daneben aber finden sich östlich der Anden noch die oben genannten, Südamerika eigentümlichen Gattungen. Von denselben ist *Hyria* auf Venezuela, Guyana und den Amazonas, bezw. seine nördlichen Zuflüsse beschränkt. Es ist danach klar, daß in der Tertiärzeit, als der Ozean noch das breite

Tal des Amazonas bis an den Fuß der Anden einnahm, die Gattung *Hyria* auf die von Venezuela und Guyana gebildete Insel beschränkt war. Es scheint, daß die Najadenfauna von Kolumbia und vielleicht auch von Ecuador sehr wesentlich von der des südlichen Teiles der Anden verschieden und vielleicht mit der Zentralamerikas näher verwandt ist. Leider sind diese Gebiete bezüglich ihrer Süßwasserfauna sehr unvollkommen untersucht. Es ist aber leicht möglich, daß zur Zeit, wo die Süß- und Brackwasserablagerung von Pebas, die wir durch eine treffliche Arbeit von Dr. O. Böttger genau kennen, am oberen Amazonas 2000 englische Meilen landeinwärts von seiner jetzigen Mündung gebildet wurden, nicht nur das Hochgebirge von Guyana und das von Brasilien je eine Insel repräsentierte, sondern daß auch Kolumbia noch ein besonderes, vielleicht mit Mittelamerika verbundenes Inselreich, darstellte. Wie dem auch sei, jedenfalls muß vor Hebung der Anden an der Stelle des heutigen Chili eine mit Süßwasser reichlich versehene Landmasse bestanden haben: das geht aus dem Vorkommen zahlreicher, dem La Plategebiete und Chili gemeinsamen Süßwasser-Gattungen und Arten von Tieren hervor. Zwar ist die Tierwelt der Gewässer der La Platastaaten und von Rio Grande do Sul eine weit reichere als die Chilis, aber die dort vertretenen Gattungen finden sich auch im Osten der Anden vor. Von den Najaden Chilis treffen wir eine Anzahl auch im La Plategebiete wieder, und ihre Zahl wird sicher in dem Maße wachsen, als unsere bezüglichen Kenntnisse zunehmen. *Unio auratus* von Chili hat in Uruguay im *U. rhuacoicus*, der chilenische *U. araucanus* im *U. faba* von Uruguay, *U. atratus* im *U. lepidior* des Uruguaystromes, *U. montanus* im *U. beskeanus* von S. Paulo u. a. so nahe Verwandte, daß zum Teil die Einreihung in eine Spezies in Frage kommen kann. Es fehlt mir leider noch zu sehr an ausreichendem Vergleichsmaterial, doch scheint sich aus

den bisherigen Beobachtungen zu ergeben, daß namentlich die kleinen südbrasilianischen Küstengebirge diese Reste einer alten gemeinsamen Fauna des Chili-La Platagebietes beherbergen.

Die Süßwasserfauna von Rio Grande do Sul enthält zum größten Teil Arten, die auch im Uruguaystrome sich finden; daneben freilich auch dort fehlende Arten, zumal in den Gebirgsbächen, welche in mehr oder weniger ähnlicher Form auch in St. Catharina und weiter nördlich vorkommen. Nicht nur die Muscheln der größeren Ströme, zumal des Jacuhy-Guahyba, sind mit jenen des La Plata und zumal des Uruguay zum größten Teil identisch, auch die anderen Muscheln und Schnecken der Gattungen *Corbicula*, *Azara*, *Ampullaria*, *Chilina*, *Lithoglyphus*, *Hydrobia* haben identische Spezies. Bringt man diese Tatsachen in Verbindung mit dem durch d'Orbigny, Darwin, Burmeister usw. nachgewiesenen ehemaligen weiteren Eindringen des Meeres in die La Platapampas, sowie mit dem von mir gebrachten Nachweis, daß zu Ende der Tertiärzeit oder im Beginne unserer Zeitepoche die großen Binnenseen von Rio Grande Meerbusen waren, daß mithin noch während der Diluvialzeit die Hebung des ganzen Gebietes weiter vorschritt, so läßt sich leicht daraus verstehen, wie einst in der Campanha von Rio Grande do Sul die Gewässer des Uruguay und des Jacuhy usw. in irgend welcher Verbindung standen. Übrigens sei hier noch darauf hingewiesen, daß die in Chili vorkommenden Flußkrebse der Gattung *Parastacus* auch in Rio Grande do Sul sich finden, ja die chilenische Bachgrabbe *Aeglaea laevis* ist nicht nur auch hier gemein, sondern beherbergt auch massenhaft den eigentümlichen, von Gay als *Temnocephala* beschriebenen Schmarotzer.

Und wie einst die Gewässer des Uruguay und des Jacuhy müssen in Verbindung gewesen sein, so muß es auch hinsichtlich der großen Stromgebiete des La Plata und Ama-

zonas der Fall gewesen sein. Nur so erklärt sich die merkwürdige Tatsache, daß wir zahlreiche Arten von Najaden kennen aus den verschiedensten Gattungen, welche im Amazonas und im La Plata vorkommen. Es ist mir bisher nicht möglich gewesen, zu ermitteln, ob etwa auch heutigen Tages noch in der bolivianischen Tiefebene, zur Zeit der Überschwemmungen, vorübergehend ein solcher Zusammenhang zustande kommt. Sollte es der Fall sein, so wäre zu wünschen, daß die diesbezüglichen Tatsachen an dieser Stelle zusammengestellt würden.

Zurzeit, wo dieser Zusammenhang zwischen den beiden ungeheuren Stromgebieten noch in ausgiebiger Weise bestand, bildete das Hochland von Brasilien eine Insel. Die Gewässer derselben, soweit sie nach Westen abflossen, empfingen naturgemäß durch Einwanderung die Süßwasserfauna des La Plata-Amazonas-Gebietes, wogegen die kurzen, zum Atlantischen Ozeane sich wendenden Ströme, vor allem der Parahyba und der Rio S. Francisco, die ursprüngliche Süßwasserfauna von Brasilien mehr oder minder unvermischt erhielten. So ungenügend auch zurzeit noch die Erforschung dieser Gebiete ist, so haben dieselben doch in *Unio multistriatus, coriaceus, ellipticus, Anodonta obtusa* usw. eine, wie es scheint, eigenartige Züge aufweisende Fauna. Namentlich die merkwürdige Gruppe des so sonderbar skulpturierten *Unio multistriatus* Lea kennen wir nur aus diesen Strömen. Es ist selbstverständlich möglich, daß mit der Zunahme der Forschungen diese Ergebnisse hinfällig werden, aber es lohnt doch offenbar der Mühe, einmal den Stand der Dinge, wie er sich heutigen Tages darstellt, zu überblicken. Noch nie ist bisher ein Versuch, wie der vorliegende, unternommen worden, und da die Wahrheit nach Bacos treffenden Ausspruche eher aus einem Irrtume, als aus der Verwirrung emporsteigt, so wird dieser Versuch mindestens den Fortschritt fördern.

Manche der erwähnten Ergebnisse dürften übrigens als der einfache Ausdruck der beobachteten Tatsachen kaum anfechtbar sein. Am wesentlichsten scheint mir das Verhältnis zwischen der La Plata- und der chilenischen Fauna zu sein. Die Erklärung desselben ergibt sich, wie mir scheint, einfach aus dem Umstande, daß die Hebung der Anden, welche in den Beginn der Tertiärzeit fällt, ein ursprünglich einheitliches Gebiet in zwei Teile zerlegte, zwischen denen fortab keinerlei Austausch mehr möglich war. Die beiden Gebieten gemeinsamen Arten und Gattungen enthalten mithin den ursprünglich gemeinsamen Stock von Süßwassertieren; was hingegen im östlichen Südamerika allein vorkommt, stellt den tertiären Zuwachs von Osten herkommend dar, für welchen die Erhebung der Anden eine unübersteigliche Schranke bildete, durch welche eine weitere Ausbreitung bis nach Chili ausgeschlossen war.

Was wir bisher über die fossile Vertretung der Süßwasserkonchylien wissen, ist nur geeignet, diese Hypothese zu unterstützen. Die einzige Gattung der Najaden, welche weit in die Sekundärperiode zurückreicht, ist die Gattung *Unio*, und diese ist zugleich auch die weitest verbreitete, die einzige kosmopolitische. So wie in Chili, so ist auch in Australien und Neu-Seeland nichts von Anadonten gefunden, ebensowenig wie die Gattung *Ampullaria*, welche doch von den Philippinen bis nach Brasilien nirgends in tropischen stehenden oder fließenden Gewässern fehlt. Wenn, wie schon erwähnt, Günther die Süßwasserfische von Chili und Neuseeland in eine Region vereint, so ergibt ein Studium der Najaden nur eine Bestätigung dieses Schlusses. Der in Neuseeland wie in Australien gefundene *Unio mutabilis* Lea ist der allernächste Verwandte des chilenischen *Unio auratus*, und es finden sich noch gar mancherlei Parallelen, für deren Verfolgung es mir nur noch zu sehr an authentischem Material

erwachsener wie jugendlicher Najaden von Australien und Neu-Seeland gebricht. Ich gebe mich der Hoffnung hin, daß die Lektüre dieses Aufsatzes mir von mancherlei Seite her Unterstützung in meinen bezüglichen Studien bringe!

Es scheint mir, daß die erwähnten Tatsachen, hinsichtlich der nahen Beziehungen der Süßwasserfauna von Chili und Südbrasilien einerseits, dem so auffälligen Mangel zahlreicher anderer Charakterformen Brasiliens in Chili andererseits, lediglich durch die von mir vertretene Hypothese ihre Erklärung finden. Wenn Alligatoren und Schildkröten den Gewässern im Westen der Anden abgehen, so erklärt sich das nur durch die erst in der Tertiärzeit erfolgende Einwanderung derselben. Wie in den Najaden, so besteht bekanntlich auch betreffs der Schildkröten ein gewaltiger Gegensatz zwischen Süd- und Nordamerika. Eine gemeinsame Fauna beider Amerikas gibt es nicht, im Gegenteil einen Gegensatz, wie er größer gar nicht gedacht werden kann, eine Tatsache, die nur verständlich ist, wenn man eine bis gegen das Ende der Tertiärzeit währende Trennung annimmt. Ich glaube daher nicht, daß es die in dem Artikel über die Eiszeit von Dr. O. Ankel in dieser Zeitschrift (S. 476) kürzlich erwähnte, vorübergehende miocäne Verbindung beider Amerikas gegeben hat, oder daß sie doch einen anderen, als rein insularen Charakter trug. Jedenfalls kam sie in faunistischer Hinsicht wenig in Betracht, und auch nur der Kolumbiaregion zugute.

Auch die Süßwasserfische von Nordamerika sind die der paläarktischen Region, die Characiniden, Chromiden usw. Südamerikas aber haben in Afrika gleiche Vertretung. Es ist klar, daß der auch erst am Ende der Tertiärzeit aus mehreren Teilen zusammentretende afrikanische Kontinent infolge der allmählich sich herstellenden oder wieder lösenden Verbindungen mit angrenzenden Erdteilen nach und nach

eine ziemlich gemischte Fauna erhielt, was sich namentlich auch in der Fischwelt ausspricht. Es ist aber wahrscheinlich, daß faunistische und paläontologische Funde diejenige Summe von Formen, die Südamerika und Afrika gemeinsam sind, als den ursprünglichen Stock eines gemeinsamen Gebietes erweisen werden, dessen einzelne abgelöste Teile dann teils durch die in ihnen sich vollziehenden Umwandlungen der Arten, teils durch Austausch mit Nachbargebieten überaus wesentliche Änderungen in der Zusammensetzung ihres organischen Lebens erfuhren. Die zwischen Südamerika und Afrika einst vorhandene Verbindung, welche damals in einer großenteils identischen Fauna sich erwiesen haben muß, ist dadurch in einem Maße verschleiert worden, daß sie sich nicht mehr in auffälliger Weise zu erkennen gibt.

Und doch bedarf es nur des verständigen, alle in Betracht kommenden Verhältnisse berücksichtigenden Forschens, um dieser Züge mehr zu finden, als man erwartet. Es hat lange als eine sehr überraschende Erscheinung gegolten, daß die afrikanische *Testudo sulcata* sich auch in Patagonien finde. Hat man auch später, um dieser Schwierigkeit zu entgehen, die Trennung beider so entfernt lebenden Vertreter in zwei Arten befürwortet, so bleibt die nahe Verwandtschaft dieser Arten doch unverändert. Für mich würde die spezifische Identität nicht wunderbarer sein, als es die Erscheinung ist, daß von den so gemeinen und so charakteristischen Pontederien Südamerikas nicht nur mehrere Genera, sondern auch eine Spezies, *Eichhornia natans*, auch im tropischen Afrika vorkommen, neben *Pistia stratiotes*, *Lemna polyrhiza*, und anderen brasilianischen Wasserpflanzen. Die weltweite Verbreitung vieler Arten von Wasserpflanzen von Pommern bis Australien, von Südamerika bis Ostindien usw. wäre nicht zu verstehen, wollte man nicht annehmen, daß es sich darin um alte, schon in den Gewässern der Sekundärperiode ver-

breitete Arten handle, deren Verbreitung sich in einer Zeit vollzog, wo die jetzt gesonderten Kontinente noch untereinander zusammenhingen.

Chili und Südbrasilien gemeinsam können daher nur alte, schon im Jura wohl entwickelte Typen sein; diejenigen Gattungen aber und Familien, welche erst mit Ende der Kreide oder frühtertiär auf der Bildfläche erscheinen, fanden, als die weite Wanderung nach Südamerika beendet war, den Zugang nach Chili durch die Anden verlegt. Wären Schildkröten und Krokodile in Südamerika entstanden oder altheimisch, so wären sie östlich, wie westlich der Anden vorhanden; ihr Mangel in Chili weist also auf tertiäre Einwanderung. Auch die Daten, welche uns die Paläontologie liefert, stimmen hierzu. Wenn es auch schon im Jura Vorläufer der Krokodile und Chelonier gab, so findet man die heutigen Gattungsvertreter oder ihre Verwandten doch erst im Eocän, oder in der oberen Kreide. Ihre Ankunft in Südamerika konnte daher erst in eine Zeit fallen, als die Anden bereits den Weg nach Chili verlegt hatten.

Der Umstand, daß diese Brücke, die oft belächelte und doch eine unabweisbare Voraussetzung bildende „Atlantis", schon zur Miocänzeit fehlte, und das beim Mangel einer Verbindung Südamerikas mit Nordamerika auch ein Austausch zwischen beiden Gebieten unmöglich war, hat eben dem so lange Zeit hindurch isolierten Südamerika das eigenartige Gepräge aufgedrückt, welches ihm, wie fast keiner anderen geographischen Provinz eigen ist. Wie schon erwähnt, prägt sich dies auch in der durch Strauchs treffliche Monographie so wohl bekannten Schildkrötenfauna aus. Nur eine einzige Art hat Südamerika mit Nordamerika gemein, *Cinosternon leucostomum*, eine von Mexiko über Zentralamerika bis in den Magdalenenstrom gehende Art. Da diese Gattung fast ganz auf Nordamerika beschränkt ist, so dürften auch die beiden

anderen, im nördlichen Teile von Südamerika gefundenen Arten, dieses Genus als spättertiäre Eindringlinge angesehen werden. Auch die wenigen Vertreter der Gattung *Spelerpes*, ebenfalls in Neu-Granada zu Hause, und die einzigen Repräsentanten der Südamerika vollkommen abgehenden Salamandrinen oder Urodelen, sind offenbar ebenso sicher nordamerikanische Eindringlinge, wie das pleistocäne Wasserschwein von Mexiko den gleichen Weg in umgekehrter Richtung zurückgelegt hat. Die in Nordamerika vertretenen Trionychiden fehlen in Südamerika ebenso vollkommen, wie die in Afrika und Südamerika entwickelten und in letzterem Erdteile die Hauptmasse aller Schildkrötenarten bildenden Chelyden in dem an Schildkröten so überreichen Nordamerika auch nicht mit einer einzigen Spezies vertreten sind.

Mehr als die Tatsache eines ehemaligen Zusammenhanges zwischen Afrika und Südamerika läßt sich aus den bisher betrachteten Tatsachen zwar nicht ableiten, aber die Aussicht auf eine Erkennung der alten Küstenlinien durch vergleichendes Studium der Küsten-Konchylien, besteht, wie wir schon sahen, dennoch. Wenn man die Küstenmollusken des östlichen und westlichen Südamerikas studiert, so wird man durch die Tatsache überrascht, daß von einer einzigen *Siphonaria*[1]) abgesehen, die Arten und auch zum Teil die Gattungen der beiderlei Küsten vollkommen verschieden sind. Im Gegensatze dazu kehren an der brasilianischen Küste eine beträchtliche Anzahl der im Mittelmeer und an der afrikanischen Küste des atlantischen Ozeanes beobachteten Arten wieder. Die Tatsache erscheint um so bemerkenswerter, als selbst verhältnismäßig wenig alte Sperren zwischen benachbarten Meeren, wie die von Panama und Suez, sehr bedeutende Unterschiede in der Zusammensetzung der beiderseitigen

[1]) Hierzu gesellt sich nach Dall noch *Cuspidaria patagonica*, die in Westindien und an beiden Küsten Südamerikas gefunden wurde.

Küstenfauna zur Folge haben. Es ist sehr zu bedauern, daß die Mehrzahl der Conchyliologen fast ganz in rein zoologisch-systematischen Aufgaben aufgehen und Fragen wie die eben berührten daher ungebührlich vernachlässigt werden.

Es wird bei Studien über geographische Verbreitung der Tiere im allgemeinen viel zu wenig Gewicht gelegt auf die zu Grunde zu legenden Tierklassen. Betrachtet man z. B. die Vögel von Nord- und Südamerika, so treten die unzweifelhaft auch da vorhandenen Unterschiede viel weniger klar zu Tage, als es dem wirklich tiefgreifenden Gegensatze beider tiergeographischen Regionen entspricht. Vermöchte man ebenso genau wie bei Säugetieren die paläontologische Entwicklung zu verfolgen, so würde das Verhältnis schon anders liegen. Außerdem aber bieten Vögeln und Insekten schmale Meeresarme kein ernstes Hindernis der Verbreitung, wie das für Säugetiere und andere Landtiere gilt. Mehr noch als Säugetiere aber sind alle exquisiten Süßwassertiere, zumal auch die Najaden, in ihrer Verbreitung durch Meeresarme gehemmt. Selbst Süßwasserbecken, die ab und zu leicht brackig werden, oder Flußmündungen in gleicher Lage schließen das Vorhandensein von Najaden aus. Schon aus diesem Grunde verdienen die Süßwasserfaunen als Mittel zur Erkennung der alten Kontinente und ihrer gegenseitigen Verbindung in besonderem Maße unser Interesse. Hierzu kommt noch, daß für verhältnismäßig wenige Tiergruppen das paläontologische Material reichlich genug zufließt, um nicht nur für die Erkenntnis der Phylogenie, sondern auch für das Studium der geographischen Verbreitung in älterer Zeit verwertet werden zu können. Mollusken und Säugetiere stehen in dieser Hinsicht obenan, allein die reichlichere Entwicklung der Säugetiere und die Entstehung der plazentalen und überhaupt aller der mannigfachen Typen der Lebewelt beginnt erst im Tertiär. Die Entdeckung von Vorläufern

der plazentalen Säugetiere in der oberen Kreide von Nordamerika durch Marsh ändert hieran nichts. Für die Beurteilung der geographischen Verbreitung der Säugetiere in der Sekundärperiode leisten uns daher die Säugetiere keine Dienste, wohl aber die mannigfaltigen Glieder der Süßwasserfauna. Wenn wir nun erkennen, daß die paläontologisch ältesten Gattungen derselben auch die geographisch weitest, ja allgemein verbreiteten sind, so wird auch eine genaue Kenntnis der zeitlichen und räumlichen Verbreitung der Süßwassertiere uns in früher nie geahnter Weise gestatten, die ehemalige Gestaltung des Festlandes zu veranschaulichen.

Beim heutigen Stande der Kenntnis gewinnt es den Anschein, als ob aus mehr oder minder kontinuierlich zusammenhängenden Landmassen sich während der Sekundärzeit drei Archikontinente abgliederten, ein arktischer, ein antarktischer und ein tropisch-atlantischer. Der erstere deckt sich mit der von Heilprin u. a. angenommenen holarktischen Region. Der Zusammenhang Europas mit Nordamerika muß damals ein viel ergiebigerer gewesen sein, während eine Landverbindung mit Südamerika bis ganz zu Ende der Tertiärzeit nicht bestand, oder doch nur in Inselketten vorübergehend zum Ausdruck kam.

Der Zusammenhang von Südamerika mit Afrika scheint sich auch aus den freilich noch wenig studierten Najaden ableiten zu lassen. Die afrikanischen *Iridina* und *Spatha* haben in den *Mycetopus* und *Anodonta* von Südamerika ihre nächsten Verwandten. *Iridina* oder ähnliche Formen sind auch in den brasilianischen eocänen Süßwasserablagerungen enthalten, welche White wohl irrig der Kreide zurechnet, und selbst in Australien treffen wir einen *Mycetopus* oder ein verwandtes Genus, wie auch in Asien. Es sind mithin nächst der Gattung *Unio* diese dünnschaligen langgestreckten iridinartigen Formen, welche zunächst nach *Unio* auftreten. Ihre

geringe Verbreitung in Australien und ihr Mangel in Neu-Seeland und Chili zeigen, daß die Landbrücke, die einst Australien mit dem indisch-malayischen Gebiete verband, ziemlich während oder kurz nach der offenbar aus der Kreidezeit erfolgten Einwanderung von *Mycetopus* abgebrochen wurde. Wäre sie länger geblieben, so hätte ja auch Australien seinen Stock von plazentalen Säugetieren erhalten! Die erst tertiär auftretenden Najadengattungen haben daher so wenig wie die Ampullarien Australien oder Neuseeland erreicht. Mancherlei Beobachtungen über Wirbelskulptur weisen mich auf näheren Zusammenhang der afrikanischen und südamerikanischen *Unio* hin; doch kann erst die Untersuchung der Tiere diese, wie so viele andere Fragen lösen.

Dem archiborealen und archiatlantischen Kontinente der Sekundärzeit würde sich endlich als dritter der archiaustrale von Chili über Neuseeland bis Australien reichende anreihen. Die Untersuchung der alten Faunen wird es sicher einst gestatten, den Zeitpunkt des Abbruches der alten Landbrücke ebenso genau zu bestimmen, wie den der sukzessiven Zusammenschweißung der einzelnen großen Teile, aus denen der afrikanische Kontinent sowohl, wie der südamerikanische, vielleicht auch der australische sich zusammensetzten.

Wenn ich hier neben bereits von mir als gesichert angesehenen Resultaten auch diese Hypothesen über die Geographie der Sekundärzeit mit aufnahm, so geschah es vornehmlich, um die Tragweite der aus dem Studium der Süßwasserfauna sich ergebenden Folgerungen vorzuführen. Wie es sicher nicht bestritten werden kann, daß das Verständnis der heutigen geographischen Verbreitung der Tierwelt in der schon von Wallace begründeten Weise nur durch beständigen Hinblick auf die paläontologische Entwicklung erzielt werden kann, so dürfte sich auch gar bald die Überzeugung allgemein

festsetzen, daß für die Erkenntnis dieser Veränderungen vor allem die Süßwasserfauna in Frage kommt, und daß sie für die geographische Verbreitung der Organismen während der Sekundärzeit sowie für die Beurteilung der damaligen Verteilung von Land und Wasser nicht nur in erster Linie, sondern fast ausschließlich in Betracht kommt. Von diesem Gesichtspunkte aus wird sich das Studium der Süßwasserfauna immer mehr in den Vordergrund des Interesses schieben und in dem Maße an Bedeutung gewinnen, als an Stelle öder, rein kasuistischer Behandlung ein planvolles Studium mit klarer verständnisvoller Fragestellung tritt.

Fünftes Kapitel.

Über die Beziehungen der chilenischen und südbrasilianischen Süßwasserfauna.

(Verhandlungen des deutschen wissenschaftlichen Vereins zu Santiago, Vol. II, 1891, p. 142—149.)

Seit Jahren beschäftigt mich das Studium der Süßwassermuscheln Südamerikas. Obwohl es mir noch sehr an Material fehlt, lassen sich doch bereits manche interessante Ergebnisse erkennen, und auf eines derselben möchte ich hier hinweisen.

Die großen zweiklappigen, als Maler-Muscheln bekannten Najaden der Bäche, Flüsse und Teiche sind in Südamerika in einer großen Anzahl von Gattungen vertreten. Man glaubte dieselben früher, je nach der Verwachsung der Mantelränder in zwei Familien trennen zu können. Bei der einen, den Unioniden, sollten die Mantelränder nur hinten, dem After entsprechend, eine kurze Strecke weit verwachsen sein, während bei den anderen, den Muteliden, nach unten vom analen Mantelloch noch eine zweite branchiale, d. h. der

Abteilung dienende Öffnung durch eine abermalige Verwachsung der Mantelränder gebildet wird. Diese Einteilung hat sich mir als ganz hinfällig erwiesen. In Wahrheit gruppieren sich die verschiedenen Gattungen um die beiden altbekannten Genera *Anodonta* und *Unio*, von denen ersteres ein glattes Scharnier oder Schloß besitzt, indessen bei *Unio* der Schloßrand der Schalen mehrere ineinandergreifende Zähne hat. Von jeder dieser beiden Grundtypen aus ist es zur Bildung von Formen mit geschlossenen Atemloche des Mantels gekommen. So in der Anodontagruppe bei *Columba (Leila)*, *Spatha* und *Pliodon*, in der Uniogruppe bei *Hyria*, *Castalia* und *Castalina*. Unter letzteren Namen fasse ich diejenigen bisher zu *Unio* gestellten, aber Castalia-ähnlichen Arten zusammen, bei denen in der Regel auch eine Verwachsung der Mantelränder behufs Bildung eines Atemsiphos erfolgt, die Seitenzähne aber nicht krenuliert sind, wie ich es bei einer n. sp. *C. martensi* v. Ih. des Rio Camaquam beobachtete. Ich ziehe der Schalenähnlichkeit halber zu *Castalina* noch *U. psammoicus* Orb., *orbignyanus* Hupé, *Castalia sulcata* Krauß und *Nehringi* v. Ih. aus São Paulo. Die Gattung *Castalia*, weit entfernt davon, in der Stammesgeschichte der Najaden eine Rolle zu spielen, wie sie ihr kürzlich Neumayr hatte zuweisen wollen, ist eine auf Südamerika beschränkte und aus südamerikanischen Unionen durch Vermittlung von *Castalina* hervorgegangene Gattung, mit der die jedenfalls nicht aus Südamerika, vermutlich aus Nordamerika stammende *Chama plumbea* = *Unio nodulosus* Wood absolut nichts zu tun hat.

Südamerika hat in den Gattungen *Hyria*, *Castalia*, *Castalina*, *Aplodon (Monocondylaea)*, *Columba* und *Mycetopus* eine Reihe von eigentümlichen und in anderen Erdteilen nicht resp. nur durch analoge Formen teilweise vertretene Charakter-Muscheln. Sie alle zeichnen sich vor den Najaden

anderer Erdteile, soweit solche bis jetzt darauf untersucht sind, durch den merkwürdigen Umstand aus, daß die Brut in die innere der beiden, zwischen Körper und Mantel hängenden Kiemen des Tieres gelangt, nicht in die äußere, wie es bei den europäischen und nordamerikanischen der Fall ist. Es ist hierüber bisher noch von keiner chilenischen Art etwas bekannt, doch muß es auch da die innere sein, welche die befruchteten Eier aufnimmt und bis zur Entwicklung der Larve behält. Wer sich hierum bekümmern wollte, müßte zu verschiedenen Jahreszeiten Muscheln sammeln. Es ist nicht schwer, an den geöffneten und in eine Schüssel mit Wasser gelegten Tiere zu sehen, ob die beiden Kiemen leer sind, oder ob eine geschwollen und mit Eiern gefüllt ist. Um solche Tiere zur Untersuchung zu konservieren, genügt es, das Tier, wie es ist, in ein Glas Alkohol oder Branntwein zu legen und darin absterben zu lassen. Es wäre sehr wünschenswert, daß in dieser Weise in Chili auch gesammelt würde.

Während nun Amerika, im ganzen genommen, eines der an verschiedenartigen Gattungen und Typen der Najaden reichsten Gebiete der Erde ist, gehören Chili und Peru, soweit es westlich den Anden gelegen, zu den in dieser Hinsicht ärmsten und einförmigsten Teilen des Erdballes, insofern hier lediglich die Gattung *Unio* vorkommt. Diese viel zu wenig beachtete Tatsache wurde zuerst von dem würdigen Ehrenpräsidenten Ihres Vereins, Dr. R. A. Philippi, neben Burmeister dem Nestor und dem Stolze der Naturforscher Südamerikas, bekannt gemacht. Man hat nie versucht, sie zu deuten, doch läßt sich, glaube ich, eine Erklärung leicht geben.

Die Tatsache selbst ist um so bemerkenswerter, als sie nicht allein steht. Auch die Gattung *Ampullaria*, eine von Westindien bis Patagonien in zahlreichen Arten verbreitete,

in Süßwasser lebende Deckelschnecke fehlt westlich der Anden. Und was für Chili gilt, trifft auch für Neu-Seeland und Australien zu, wo weder *Ampullaria* noch *Anodonta* angetroffen wird. Hält man diese Beobachtungen zusammen mit der Tatsache, daß die geographische Verbreitung der Süßwasserfische, wie wir sie durch Günther kennen, viel nähere Beziehungen zwischen Chili und Neu-Seeland als zwischen Chili und dem Afrika darin näher stehenden Brasilien nachweist, so kann man nicht darüber im Zweifel sein, daß in älterer Zeit die Verbindung der Erdteile untereinander eine wesentlich andere war, als heutigen Tages. Bei dem Studium der Süßwassermollusken überhaupt finde ich, daß diejenigen Gattungen, welche sehr weit zurückreichen, in den Jura oder selbst bis ins Carbon, wie *Physa, Limnaea, Unio* u. s. auch kosmopolitisch sind. Es hat offenbar während der Primär- und teilweise noch der Sekundärepoche keine Hindernisse für eine gleichmäßige Ausbreitung der Süßwassertiere über die ganze Erde gegeben, und diese Anordnung der Landmassen muß sich zum Teil noch in die Sekundär- und selbst Tertiärzeit erhalten haben.

Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es nicht im mindesten überraschend, wenn wir Unionen der *Nìaea*-Gruppe, welche auf Südamerika und Neu-Seeland resp. Australien beschränkt ist, zu beiden Seiten der Anden antreffen, denn die Gattung *Unio* ist fossil schon vom Jura bekannt und die große sperrende Scheidewand zwischen Chili und Brasilien existierte damals noch nicht. Die Erhebung der Andenkette an der Stelle, wo das Jura-Meer flutete, fällt in den Beginn der Tertiärzeit oder das Ende der Kreideepoche. Da mit diesen gewaltigen Hebungen auch Senkungen werden verbunden gewesen sein müssen, so läßt sich die damalige Konfiguration des Festlandes wohl kaum je sicher ermitteln. Die Tatsachen aber, welche die geographische Verbreitung der

Süßwassertiere uns kennen lehrt, beweisen klar, daß vor Hebung der Anden ein identisches Tierleben im Süßwasser diesseits wie jenseits der Anden sich ausbreitete. Die Hebung den Anden setzte dem Austausche ein Ziel. Während Chili die aus der Sekundärzeit überkommenen Formen beibehielt und weiter entwickelte, bekam das zu Beginn der Tertiärzeit mit Afrika zusammenhängende östliche Südamerika einen reichen Stock von Einwanderern, welche ebenso wie die überkommenen Unionen ihre eigenartige Entwicklung im Laufe der Tertiärzeit durchzumachen hatten. Die reiche Gliederung der Stromsysteme Südamerikas veranlaßte eine überaus mannigfache Entwicklung der Süßwasser-Fauna, und der offenbar lange Zeit hindurch noch erhaltene Zusammenhang der Gewässer des La Plata und des Amazonas in der bolivianischen Tiefebene erklärt uns die überraschende Tatsache, daß zahlreiche Najaden nicht nur in ähnlichen Formen, sondern selbst in identischen Spezies in beiden Stromgebieten vertreten sind. Der Ausbreitung nach Chili hin aber war durch die Kette der Anden eine unübersteigbare Schranke gezogen.

Meine Sammlung ist noch viel zu arm an Vertretern der chilenischen Gewässer, um mir schon ein Urteil über die Arten zu gestatten. Aber manche der Ähnlichkeiten sind zu auffallend, um nicht ohne weiteres einzuleuchten. *Unio auratus* Swains von Chili entspricht dem *Unio mutabilis* Lea von Australien und Neu-Seeland, sowie dem *Unio rhuacoicus* Orb. von Uruguay. *Unio atratus* Sow. von Chili ist wahrscheinlich mit *Unio lepidior* Lea. im Rio Uruguay, *Unio araucanus Phil.* mit *U. faba* Orb. von Uruguay identisch und *Unio montanus Phil.* steht *U. beskeanus* Dkr. von S. Paulo sehr nahe. Während die großen Ströme von Rio Grande do Sul größtenteils mit den im Uruguay-Strome lebenden identische Najadenarten beherbergen, steht es anders mit den

Bächen der Gebirge. Es scheint fast, als habe sich in sie der ältere einheimische Stock von Najaden zurückgezogen[1]), denn ganz ähnliche Arten finden sich auch in den Küstenflüssen von St. Catharina, und gerade in diesen Gebirgsformen ist die Ähnlichkeit mit chilenischen Arten am ausgeprägtesten.

Wenn man in Chili beginnt, diesen interessanten Problemen die gebührende Aufmerksamkeit zu widmen, so werden sich die Berührungspunkte sicher noch sehr vermehren. Neben den Unionen von Rio Grande do Sul kommen auch andere Süßwassermollusken in Chili gleichfalls vor, wie z. B. die eigentümliche Gattung *Chilina*, welche auf Chili und das La Plata-Gebiet beschränkt ist. Auch bezüglich der Süßwasser-Krebse besteht das gleiche Verhältnis. Man hat einen dem europäischen Flußkrebs ähnlichen *Parastacus chilensis* M. Edw. beschrieben, der seine nächsten Verwandten in Rio Grande do Sul hat (*Parastacus brasiliensis* v. Mart.). E. v. Martens beschrieb eine zweite Art als *A. pilimanus*, doch wären, nach Burmeisters mir brieflich gemachter Mitteilung, beide Formen nur Mann und Weib einer einzigen Spezies. Es wäre sehr wünschenswert, in Chili diesen Krebsen nachzustellen, sowohl um die Arten mit den hiesigen zu vergleichen, als auch um dort über ihre Lebensweise Beobachtungen anzustellen. *Parastacus brasiliensis* zieht sumpfiges Terrain dem fließenden Wasser vor und errichtet von seinen unterirdischen Galerien aus senkrecht zur Bodenoberfläche aufsteigende Gänge, deren Ende er durch einen dicken 10 bis 12 cm hohen schornsteinförmigen Aufsatz krönt. Was dieser Schornstein, dessen oberes Ende oft durch eine Platte aus Lehm verschlossen wird, in biologischer Hinsicht bedeutet, ist mir bisher nicht zu ermitteln gelungen. Nie habe

[1]) In der Serra dos Taipes habe ich auch einen Vertreter der andinen Fischgattung Trichomycterus aufgetrieben.

ich, trotz häufigen Suchens, den Krebs bei der Arbeit getroffen, die, wie ich vermute, nur bei Nacht ausgeführt wird. Ob wohl der chilenische Parastacus auch solche Schornsteine in feuchten Niederungen aufwirft? (Ja! Ochsenius. S. auch Gay, Zool. III, 205.)

Eine andere eigentümliche Krustazee von Chili ist die Süßwasserkrabbe *Aeglea laevis* Leach. Sie findet sich nach E. v. Martens von mir zu bestätigender Angabe auch in Rio Grande do Sul, und was mir besonders eigentümlich erscheint, ich traf auf ihr den merkwürdigen Parasiten massenhaft an, den Gay von den chilenischen Exemplaren der Art als *Temnocephala chilensis* beschrieb. Meines Erachtens sind die chilenischen Gewässer noch sehr unvollkommen auf ihre Krustazeen untersucht, und es verdiente dieser Gegenstand alle Sorgfalt. Manche Krebse fängt man in versenkten Gefäßen an faulem Fleische usw., andere zwischen Wasserpflanzen mit dem Netz oder beim Durchsuchen größerer Mengen rasch herausgerissener Pflanzen, und wieder andere greift man zwischen Steinen und beim Umdrehen von Steinblöcken. An solchen sitzen an der Unterseite auch häufig kleine Schnecken oder erbsengroße Muscheln mit einem Faden angesponnen, sowie als rasenförmige Überzüge Bryozoen, oder auch die noch so wenig studierten, meist flachen, wenig dicken Süßwasserschwämme. Alle diese Schätze wandern in ein Glas mit weiter Öffnung, in das man Branntwein füllt. Ein oder zwei solche Gläser lassen sich auch bei Reisen in den Anden wohl mitführen, und unter den Reisegefährten und Knechten finden sich für gewöhnlich einige, welche man für den Fang von Muscheln, Krebsen und Schnecken interessieren kann. Von den Muscheln sind womöglich von jeder Sorte je einige mit dem Tier in einem Glase mit Branntwein aufzubewahren, die anderen werden abgekocht und nach Entfernung des Tieres getrocknet.

Letzteres geschieht am besten mittels Einklemmen zwischen zwei Leisten, damit die Schale in getrocknetem Zustande geschlossen ist, oder man umwindet sie mit Bindfaden usw., ehe man sie trocknen läßt. Auch totgefundene Schalen sind, wenn noch einigermaßen erhalten, aufzuheben, am wertvollsten sind natürlich immer die frisch gesammelten. Hauptsache ist genaue Notierung des Fundortes für jede Sammlung. Ich gebe mich der Hoffnung hin, daß diese Zeilen dazu beitragen möchten, mir Unterstützung in meiner Arbeit unter den Landsleuten in Chili zu schaffen. Es liegt mir dabei daran, eine größere Anzahl Exemplare, alte wie junge, von den einzelnen Fundorten zu erhalten, weil nur größere Serien ein Urteil erlauben über die Variationsbreite der einzelnen Arten. Nur reiches Material, alle Alters- und Geschlechtsstadien, verbunden mit der Untersuchung des Tieres und seiner Larven lassen schließlich ein sicheres Urteil zu über die einzelnen Arten der Najaden, deren Unterscheidung ein überaus schwieriges Gebiet darstellt. Schon einmal haben hervorragende Vertreter des Deutschtums in Chili durch Sammeln von Najaden die Wissenschaft gefördert, und *Unio foncki* und *U. ochseniusi* bewahren die dankbare Erinnerung daran in der Wissenschaft auf. Möchte mir es beschieden sein durch diese Darstellung der Sachlage, Mitarbeiter an meiner schwierigen aber interessanten Aufgabe zu finden!

Wenn ich dann etwa nach Jahren es nochmals versuchen sollte, Ihnen den Stand der hier behandelten Fragen vorzuführen, so würde durch die Intervention Ihres Vereines eine weit bessere, breitere und umfassendere Grundlage für die betreffende Diskussion geschaffen sein, als das heute der Fall ist.

Wenn schon überhaupt wahrscheinlich ist, daß man bald die Berechtigung meines Standpunktes anerkennen wird, der für Ermittelung der älteren vortertiären geographischen Be-

ziehungen der Erdteile und ihrer Floren und Faunen die Süßwasserfauna in den Vordergrund schiebt, so glaube ich, daß man angesichts der hier erwähnten Tatsachen die Berechtigung der Forderung ohne weiteres zugestehen wird, daß die Süßwasserfauna von Chili einerseits und von Südbrasilien und dem La Plata andererseits der sorgfältigsten Untersuchung in besonderem Grade würdig sind und daß diese Untersuchungen der genauesten gegenseitigen Kontrolle bedürfen, immer aufeinander Bezug nehmen müssen, um die übereinstimmenden oder korrespondierenden Formen festzustellen und aus dieser durch paläontologische Funde ergänzten Übereinstimmung die Zusammensetzung der prätertiären Süßwasserfauna zu ermitteln. Was der chilenischen Süßwasserfauna abgeht und auch in der ganzen Tertiärzeit fehlte, mögen es nun Anodonten und Ampullarien sein oder Schildkröten und Alligatoren, ist tertiärer Zuwachs zur Fauna Südamerikas, der aber nicht über Nordamerika einzog, mit dem der Zusammenhang erst am Ende der Tertiärzeit zustande kam, sondern über Afrika. In einer demnächst zu publizierenden Abhandlung denke ich nachweisen zu können, daß Südamerika seinen alten Stock von Säugetieren nicht aus Nordamerika, sondern aus der alten Welt bekam. Wo die Brücke lag, wird die Wissenschaft einst feststellen. Ihr Untergang in der Mitte der Tertiärzeit schuf eine durch die miocäne und pliocäne Zeit währende Isolierung Südamerikas, welche die Ausbildung der überaus eigenartigen Tierwelt dieses Kontinentes ermöglichte. Während aber für die Tertiärzeit die Säugetiere und ihre geographische Verteilung stets in erster Linie stehen werden, ist das für die vortertiären Zeiten anders. Weder Säugetiere noch Saurier und andere Landtiere haben sich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, aus der Sekundärzeit bis in unsere heutige Zeit erhalten. Wohl aber finden wir unter den Fischen so gut wie

unter den Mollusken solche langlebige Typen massenhaft vor, und es ist daher sicher wohl begründet, wenn zum Studium der älteren Verbreitungsbezirke der Tierwelt von mir die Süßwasserfauna hervorgezogen wird.

Für Brasilien ist es schwer, das alt-einheimische Element mit seiner Nachkommenschaft von dem massenhaften Zuwachs während der Tertiärzeit zu trennen. Lösbar aber ist die Aufgabe, und zwar durch das Studium der vortertiären Süßwasserfauna, wie sie uns durch die Bewohnerschaft der Flüsse und Teiche von Chili und Westperu erschlossen wird. Ihre Erforschung ist daher eine der wichtigsten Aufgaben, welche auf tiergeographischem Gebiete für die nächste Zeit ihrer Lösung harren. Durch Beobachtung seiner Umgebung, durch Sammeln der Muscheln und Schnecken, der Krebse und sonstige Süßwasserbewohner seiner Umgebung ist jeder von Ihnen, meine Herren, in der Lage, mich in diesem Studium fördern und eine der interessantesten, wissenschaftlichen Aufgaben ihrer Lösung nähern zu helfen. Tertiäre Süßwasserablagerungen, die ja von hohem Interesse sein würden, sind mir bisher in Chili nicht bekannt, doch wird ohne Zweifel Ihre vielseitige Erfahrung in mehr als einem Punkte mir Belehrung zuteil werden lassen können.

Sechstes Kapitel.

Über die alten Beziehungen zwischen Neu-Seeland und Südamerika.

(Das Ausland, Stuttgart 1891, Nr. 18.)

(Übersetzt: On the ancient Relations between New Zealand and South America, Transactions of the New Zealand Institute, Vol. XXIV, 1891, p. 431—445.)

Die folgenden Erörterungen sind veranlaßt durch die Lektüre der hervorragenden Arbeiten, welche H. Kapt.

Hutton[1]), F. G. S. über den Ursprung der Flora und Fauna von Neuseeland veröffentlichte und welche mir durch die Güte des Autors zugänglich wurden. Im großen ganzen entsprechen dieselben auch den Vorstellungen, welche ich über den ehemaligen Zusammenhang der in Betracht kommenden Gebiete gewonnen, und das besonders im Gegensatze zu Wallace, mit dessen Ansichten ich mich ebenso wie Hutton in vielen Punkten in Widerspruch befinde.

Der wesentlichste Mangel der Wallaceschen Studien liegt meines Erachtens darin, daß er zu wenig Unterschied macht zwischen den einzelnen Gruppen des Tierreiches. — Vögel und Säugetiere, deren lebende Gattungen erst im Tertiär auftreten, müssen offenbar eine andere geographische Verbreitung zeigen als Knochenfische, Reptilien usw., welche schon in der Kreide und bei Beginn des Tertiärs repräsentiert waren, oder als viele Land- und Süßwassermollusken, welche während der ganzen Sekundärepoche oder schon paläozoisch angetroffen werden. A. R. Wallace (Darwinism. II. Edit., London 1889) hält auch jetzt noch an der „permanence of oceanic and continental areas“ fest. Ich bin ebenso sehr überzeugt von der Irrigkeit dieser Lehre, welche rein willkürlich die Tausendfadenlinie als im wesentlichen der Grenze der alten Kontinente entsprechend ansieht, als ich nicht daran zweifle, daß schon im kommenden Jahrhundert den Ideen Darwins und Wallaces über die „natural selection“ als die Ursache der Artenbildung nur noch ein historisches Interesse beigelegt werden wird. Ich finde die Vorstellung von Wallace, wonach Land- und Süßwassermollusken, Eidechsen usw. über den ganzen pacifischen Ozean durch Wogen des Meeres verbreitet worden

---

[1]) F. W. Hutton, On the origin of the Fauna and Flora of New Zealand. Pres. Adress to the Philosoph. Inst. of Canterbury 1883 and 1884.

sein sollen, mehr als kühn. Jedenfalls ist es bei solchen Umständen nur natürlich, wenn man nach einer minder gezwungenen Erklärung sucht.

Es ist eine merkwürdigerweise bisher noch kaum beachtete Tatsache, daß diejenigen Land- und Süßwassermullusken, welche erst im Tertiär erscheinen, eine sehr beschränkte oder auf einige Regionen begrenzte Verbreitung aufweisen, indes Gattungen, welche schon paläozoisch existierten, kosmopolitisch sind. So sind *Ampullaria* und *Anodonta*, die erst Ende der Kreide auftreten, weder in Chili, noch in Australien, Neuseeland oder Polynesien vertreten. Die Gattung *Unio* aber, welche wir schon im Jura kennen, fehlt in den obengenannten Gebieten nicht, wird vielleicht auch auf Fidschi[1]) noch aufgefunden werden. In Chili und Neu-Seeland ist *Unio* der einzige Vertreter der Familie der Najaden, ebenso im südwestlichen Australien und Westaustralien; aber in Nordaustralien findet sich noch ein Vertreter der Gattung *Mycetopus*, welche in mehr oder minder nahe verwandten Repräsentanten auch in Südamerika, Afrika und Südasien angetroffen wird, und die offenbar auch von letzterem Gebiete aus bis Australien vorgedrungen ist.

Noch weiter jedoch als *Unio* sind auch in der Südsee vertreten: *Limnaea, Physa, Planorbis, Ancylus, Amphipeplea, Pupa, Zonites, Succinea,* fast alles Gattungen, welche schon aus dem Karbon nachgewiesen sind. Hierauf ist bisher viel zu wenig geachtet: für die Nephropneusten *(Pulmonata stylommatophora aut.)* ist es auch zum Teil noch nicht möglich, weil wir noch zu wenig von der Anatomie der in Betracht kommenden Gattungen wissen. Habe ich doch vor einigen Wochen hier durch anatomische Untersuchung eine unserer „Hyalinen“ als eine Mikrocystis erkannt, eine Gattung, die

[1]) Eine Art angeblich auch auf den Sandwichsinseln *(U. contradens Lea).*

aus anatomischen Gründen — Mangel des Receptaculum seminis — wohl als eine der allerältesten anzusehen ist. Ist doch die älteste bekannte Nephropneuste überhaupt eine devonische Zonitide, vielleicht eine Microcystis resp. nahe verwandte Gattung. Vielleicht gehören auch *Patula, Streptaxis, Stenogyra* u. a. zu dieser Gruppe uralter und kosmopolitischer Landschnecken, deren Verbreitung in Raum und Zeit eine eingehende Beachtung verdiente. Freilich ist dabei sorgfältige anatomische Untersuchung die Vorbedingung, und deshalb dürfte unsere Kenntnis auch nur langsam voranschreiten. Ferner sind manche derselben möglicherweise eingeschleppt. Dies alles ist minder zu befürchten bei den Süßwasser-Mullusken, deren Einschleppung, wo sie nicht absichtlich oder mit Fischeiern usw. geschieht, in viel geringerem Umfange erfolgt, und bei denen wesentliche Irrungen in der Bestimmung minder leicht zu befürchten sind.

Diese Momente haben mich veranlaßt, mich eingehend mit dem Studium der Najaden zu befassen und überhaupt der Süßwasserfauna, dem zuverlässigsten Wegweiser für Erkenntnis der Geographie des Erdballes während der paläozoischen und mesozoischen Zeit, meine ganz besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Ich bin überzeugt, daß der Wert der Süßwasserfauna in diesem Sinne bald allgemein anerkannt werden wird, und sehe mich hierin auch im Einverständnisse mit Professor Hutton, welcher so einleuchtend nachwies, daß die Einwanderung von Vögeln und Fröschen in Australien auf verschiedenen Wegen und zu verschiedenen Zeiten vor sich gegangen sein muß. Auch darin bin ich mit Hutton im Einverständnisse, daß eine alte Verbindung zwischen Südamerika und Neu-Guinea Australien usw. bestanden haben muß, welche die vielerlei nahen Beziehungen beider Gebiete in Flora und Fauna erklärt. Aber in Bezug auf Südamerika selbst haben teils

meine eigenen Forschungen, teils sonstige neuere Entdeckungen so viel neue und wesentliche Gesichtspunkte ergeben, daß manches an Huttons Darstellung einer Änderung bedarf, worauf hinzuweisen der Zweck dieser Zeilen ist.

Hutton sagt: „Our general results then are that in early mesozoic times N. Zealand, Eastern Australia and India formed one biological region land probably extending continuously from N. Zealand to N. S. Wales and Tasmania. During the lower cretaceous period a large pacific continent extended from N. Guinea to Chili, sending south from the neighbourhood of Fiji a peninsula that included N. Zealand. Nearly all the Southern part of America was submerged. This continent supported dicotyledones and other plants, insects, land-shells, frogs, a few lizzards and perhaps snakes and a few birds, but no mammals. In the upper cretaceous period N. Zealand became separated; the south pacific continent divided in the middle between Samoa and the Society Islands an (the eastern portion being elevated while the centre sank) it ultimately became what we know now as Chili, La Plata and Patagonia.“

Untersuchen wir nun, wie sich die faunistischen und geologischen Tatsachen zu dieser Hypothese verhalten. Das Studium der Süßwasserfauna zeigt uns eine überaus große Übereinstimmung zwischen Chili und Südbrasilien. Die hier wie dort mit *Lemna* und *Conferva* bedeckten, mit Binsen, *Typha*, *Sagittaria*, *Potamogeton* usw. bestandenen Gewässer beherbergen neben *Unio*, *Cyrena*, *Pisidium* Arten von *Planorbis*, *Limnaea*, *Ancylus*, *Physa*, *Chilina*, dazu einige Gattungen Frösche und Süßwasserfische, sowie an Krebsen *Parastacus* und *Aeglea*.

Wie weit hinsichtlich der niederen Tierwelt die Übereinstimmung geht, ist nicht bekannt. *Aeglea laevis* aber

kommt sowohl in Chili vor, wie in Rio Grande do Sul[1]). In Santa Catharina traf Fritz Müller noch eine zweite Spezies an. Eigentümlich ist die Verbreitung von *Parastacus*. Außer in Chili finden sich Arten dieses Genus in Entrerios in Argentinien (Burmeister), Uruguay (E. Berg), Rio Grande do Sul (Hensel, v. Ihering) und St. Catharina (Fritz Müller). Genau mit diesem Verbreitungsgebiete deckt sich auch jenes der Chilinaarten. Kürzlich erhielt ich eine neue zwischen *fluminea* und *gibbosa* stehende Spezies (*mülleri mihi*), welche Fritz Müller im Itajahy in St. Catharina sammelte, wo sie neben *Lithoglyphus lapidum* an Steinen gemein ist. Vermutlich wird sich dieses Gebiet bis Parana ausdehnen, aber es ist nicht wahrscheinlich, daß dasselbe bis Rio de Janeiro sich erstrecken sollte, wo doch schon von vielen Naturforschern gesammelt wurde. Auch tritt um Rio de Janeiro herum in den zum Atlantischen Ozean ziehenden Flüssen eine neue besondere Süßwasserfauna auf, zumal an Najaden, während jene St. Catharina noch sehr denen aus Chili gleichen[2]).

Wir haben es somit hier mit einem gemeinsamen Süßwassergebiete zu tun, das in ältester Zeit offenbar ein auch geographisch einheitliches, zusammenhängendes Gebiet repräsentierte. Ich will dieses alte Terrain als Archiplata bezeichnen. Dasselbe muß als ein niederes und reichlich mit Flüssen und Sümpfen durchsetztes Land bestanden haben vor der Hebung der Anden, denn nur so erklärt sich eine Verbreitung von Formen, die auf das Süßwasser an-

---

[1]) An beiden Stellen mit dem Parasiten *Temnocephala chilensis* behaftet, der außer bei *Parastacus* hier auch bei *Ampullaria canaliculata* vorkommt.

[2]) Ich erkenne etwa ein Dutzend Arten *Unio* aus Chile an, von denen vielleicht noch einige eingehen. Davon aber kommen nicht weniger als sechs in Rio Grande und La Plata vor, teils absolut identisch, teils nur sehr wenig voneinander abweichend.

gewiesen und beschränkt sind, und für welche die Kette der Anden ebenso ein unübersteigbares Hindernis würde gebildet haben, wie sie es tatsächlich für alle von Norden her nach Süden eindringenden Einwanderer später bildete, mögen sie nun *Anodonta, Mycetopus* usw. oder *Ampullaria* heißen, mögen sie den Alligatoren und Schildkröten oder den Characiniden, Chromiden usw. angehören, oder als Vertreter einer neuen tropischen Süßwasserflora erscheinen, wie Viktoria und Pontederiaarten. Diese alle fehlen nur deshalb in Chili, weil zur Zeit ihrer Ausbreitung nach Archiplata hin bereits die Hebung der Anden begonnen hatte und eine zwar noch nicht hohe aber doch schon trennende Wasserscheide errichtet war, welche der Ausbreitung gen Westen Schranken setzte.

Durch diesen tertiären Zuwachs ist dann die Tier- und Pflanzenwelt östlich der Anden enorm verändert worden; die Süßwasserfische — von denen ich z. Z. nur zwei Rio Grande do Sul und Chili gemeinsame Genera kenne: *Gobius* und *Trichomycterus* — zogen sich nach Süden zurück oder gingen unter im Kampfe gegen das Heer von neuen Eindringlingen. Es ist Aufgabe künftiger Forschung, die gesamte Fauna und Flora dieses Archiplatagebietes zu ermitteln. Vieles wird dadurch verständlich werden. So die von mir aufgefundene Verbreitung der Pinguine *(Spheniscus magellanicus)* an der Küste von Rio Grande do Sul und mancher Lazertilier. Die von mir in Rio Grande aufgefundenen Arten von *Liolaemus, Saccodeira* und *Urostrophus* gehören Gattungen an, welche vorzugsweise in Chili und Patagonien einheimisch sind. Auch von patagonischen Sträuchern und Bäumen sind manche noch im Süden von Rio Grande do Sul vertreten.

Wenn wir diese alte Tierwelt von Archiplata mit jener von Neu-Seeland und Australien vergleichen, so finden wir sehr viele Berührungspunkte. Die Erkenntnis, daß die *Unio*-Arten Neu-Seelands und mancher angrenzenden Gebiete

nur in Chili und Südbrasilien nahe verwandte Arten besitzen, bildete für mich den Ausgangspunkt zur Verfolgung der hier behandelten Fragen. Ich hoffe durch Prof. Hutton und andere Gelehrte in Neu-Seeland und Australien in den Stand gesetzt zu werden, diese Frage einer auch auf die Tiere sich ausdehnenden, gründlichen Untersuchung unterziehen zu können. Günther vereint ja Neu-Seeland mit Chili und Patagonien ebenfalls zu einer Region der Süßwasserfische, und die *Parastaciden* lehren das gleiche, wie auch viele Tatsachen der Botanik auf eine alte Landverbindung zwischen diesen Gebieten hinweisen.

Ehe wir weiter auf diese Verhältnisse eingehen, müssen wir jedoch suchen, uns ein Bild von der Geologie Archiplatas zu entwerfen. Die Ansicht Huttons, wonach dieses ganze Gebiet während der Juraformation vom Meere bedeckt gewesen sein soll, stützt sich vor allem auf die Verbreitung verschiedener jurassischer Schichten in den Anden. Ohne Zweifel nahm damals eine tiefe Meeresbucht die Stelle der Anden ein, allein zu deren Seiten konnte niederes Festland bestehen. In der alten Archiplatafauna haben wir es, was Mollusken und Krustaceen betrifft, mit Gattungen zu tun, welche direkt oder durch nahe Verwandte schon im Jura vertreten sind. Außer dem altertümlichen Zuge dieser vor die Hebung der Anden fallenden Fauna sprechen auch geologische Funde dafür, daß Teile von Archiplata ein sehr altes Festland repräsentieren. Außerhalb der Anden ist Jura bisher weder am La Plata noch in Brasilien gefunden. In Rio Grande do Sul ist nur Steinkohle nachgewiesen. Man hat dieselbe öfters als jüngeren Datums ausgegeben, allein ich habe selbst aus den Minen von S. Jeronymo einen prächtigen Lepidodendronstamm gesehen. Liais[1]) gibt an,

[1]) Liais, Climats, Geologie, Faune du Brazil. Paris 1872. S. 201.

derselbe sei von Caruthers als *Flemingites Pedroanus* beschrieben, und es fänden sich daneben Arten von *Noeggerathia, Glossopteris, Odontopteris* und *Calamites*. Ob nun diese Flora wirklich dem Karbon oder, wie Liais meint, der Trias angehört, wollen wir dahingestellt sein lassen; jedenfalls beweist sie, daß hier zu Beginn des mesozoischen Zeitalters Festland mit reicher Flora existierte.

Kreideschichten sind in diesem Gebiete, also außerhalb der Anden, nicht bekannt, sind aber zwischen Pernambuco und dem Amazonas reich entwickelt und von White trefflich studiert worden. Dieser Forscher machte auch eine kretazische Süßwasserformation bekannt, welche nahe bei Bahia gelegen ist. In der Tertiärzeit reichte das Meer bis an die Anden, wo bei Pebas eine von Böttger sorgfältig untersuchte Brackwasserfauna abgelagert wurde. Neuerdings hat nun Ochsenius[1]) nachgewiesen, daß bedeutende Teile der Anden erst gegen oder nach Ende der Tertiärzeit auf die jetzige Höhe gehoben wurden. Sowohl in Chili (37° S. Br.) als in Bolivia (Postosí) sind tertiäre Pflanzen gefunden worden, deren Bearbeitung Engelhardt übernahm. Diejenigen von Chili sind noch nicht publiziert, gehören aber Gattungen an, die jetzt fast nur in dem tropischen Südamerika leben, auf ein warmes, feuchtes Klima hinweisen und mit wenigen Ausnahmen in Chili erloschen sind. Ähnlich steht es mit den Arten von *Cassia, Sweetia, Leptolobium, Myrica* usw., welche bei Potosí (19° S. Br.) in einer Höhe von 4200 m gefunden wurden und unmöglich in der Höhe gewachsen sein können, in welcher sie sich jetzt befinden.

Hiernach haben wir uns die heutige Flora von Chili als eine dem rauheren Klima der Gegenwart angepaßte, wohl

[1]) Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft 1886, S. 766 bis 772, sowie „Die Natur“, Jahrgang 36, 1887, Nr. 40/41, sowie 39. Jahrgang, 1890, Nr. 38, 39.

großenteils von Süden her eingewanderte vorzustellen, welcher in der Tertiärzeit, als die Anden erst eine geringe Höhe besaßen, eine tropische vorherging, die bei Hebung der Anden sich nach Brasilien und den angrenzenden tropischen Gebieten verzog. Wie manche Änderung in der Tierwelt mag mit solcher Änderung in der Flora Hand in Hand gehen! Ich erinnere nur an das Fehlen der Gattung *Hyla* in Chili, welche doch wahrscheinlich ebenso dem archiplatischen Gebiete gemeinsam zukam, wie die *Cystignathidae,* und welche beide in Australien vertreten sind und in Afrika fehlen — Tatsachen, welche von Bedeutung sind und erklärt sein wollen. Meines Erachtens muß also Chili, falls nicht doch noch einige Vertreter der *Hylidae* sich im Lande erhielten, in der Tertiärzeit *Hyla*-Arten besessen haben.

Ochsenius erinnert daran, daß nach Le Conte[1]) auch die Hebung der Sierra Nevada in Kalifornien eine posttertiäre war, daß im Titicacasee eine Reliktenfauna von Krustaceen des pazifischen Ozeans lebe, und daß Agassiz in dessen Nähe 900 m über dem Meeresspiegel fossile Korallen fand, welche den rezenten des pazifischen Ozeans entsprechen. Auch die Kreideablagerungen von Peru und Bolivia verdanken nach Ochsenius ihre Hebung wesentlich Vorgängen der Quartärzeit, während gleichzeitig das chilenische kohlenführende Tertiär-Littoral eine Senkung erlitt. Auf solche relativ späte Senkungen an der chilenischen Küste weist ja auch die weitgehende Übereinstimmung von Flora und Fauna Chiloës mit jener Chilis selbst hin. Die *Unio* z. B. von Chiloë sind identisch mit jenen von Chili und vielleicht auch von Neu-Seeland.

Die Ansicht von Ochsenius wird von vielen namhaften Geologen geteilt, von anderen bestritten. Die hervorgehobenen

[1]) Vgl. Vortrag „National Academy of Science", Washington, 3. Mai 1886.

Tatsachen lassen sich mit ihr wohl vereinen, insofern eben aus unseren tiergeographischen Betrachtungen sich nur ergibt, daß bei Beginn des Tertiärs oder bald danach auch in der Gegend der heutigen Anden eine wenn auch geringe Erhebung schon eingeleitet gewesen sein muß, welche es erklärt, wie die sukzessive von Norden anlangenden Einwanderer des Süßwassers diese Wasserscheide nicht mehr überschreiten konnten. Dieses niedere Mittelgebirge bot andererseits auch den Weg dar, auf dem die plazentalen Säugetiere des argentinischen Tertiärs ihren wohl oligocänen Einzug halten konnten, der spätestens in die Zeit zu Beginn des Miocäns fallen kann.

Fragen wir uns, wie hier die orographischen Verhältnisse bei Beginn des Tertiärs ausgesehen haben mögen, so liegen wohl schon genug Daten zur Beantwortung der Frage vor. Das Amazonastal ist vom Meere bedeckt gewesen, Ablagerungen des Kreidemeeres, zum Teil vielleicht eher dem Eocän zugehörig, nehmen nach Süden vom Amazonas sowohl östlich in Para, Parnahyba, Sergipe usw. weite Strecken bis gen Bahia hin ein, als auch westlich in Peru und Bolivia. In der Richtung des Amazonas war am Ende der Kreide und im Eocän Südamerika noch von Ozean zu Ozean quer vom Meere durchbrochen. Wahrscheinlich schon im Eocän begann dann die Hebung der Anden, und gar bald darauf wurden vor der noch niederen Andenkette die nach Böttger oligocänen Pebasschichten in Brackwasser abgelagert.

Im Oligocän wird also vermutlich bereits in der Gegend der heutigen Anden, eine Landverbindung zwischen dem Hochlande von Guiana und Venezuela (Archiguiana) und Archiplata existiert haben, auf welcher die ältere Fauna plazentaler Säugetiere von Argentinien ihren Einzug hielt.

Diese Säugetierfauna schließt sich am nächsten jener des europäischen Oligocän an, welche wahrscheinlich in mehr

oder minder übereinstimmender Weise auch in Afrika gleichzeitig vertreten war. Zwar sind die vermeintlichen Anoplotherien Argentiniens als einer andern Gattung *(Proterotherium)* angehörig erkannt, aber sie passen doch ebenso wie zumal die zahlreichen Nager eher zum europäischen Oligocän als zu irgend einer andern Fauna.

Schlosser namentlich hat darauf hingewiesen, daß die im europäischen Oligocän vertretenen *Theridomydae* sich als *Chinchillidae, Echimyidae* und *Caviadae* nach Südamerika verzogen haben. Von diesen Nagern sind dürftige Reste in Afrika erhalten, gar keine, weder rezente noch fossile, in Nordamerika. Sie können mithin nicht über Nordamerika eingewandert sein, sondern setzen andere geographische Verhältnisse voraus.

Zwischen Oligocän und Ende des Pliocän ist Südamerika gänzlich isoliert gewesen, und daher rührt eben sein eigenartiges Gepräge in Flora und Fauna. Erst mit Ende des Pliocän, vielleicht erst nach demselben, erscheinen nordamerikanische Säugetiere in Südamerika, während auch umgekehrt südamerikanische bis Mexiko vordringen. Hierüber gibt es keine Meinungsverschiedenheit; ebenso weiß man aus der Geologie von Zentralamerika, daß der Isthmus von Panama erst am Ende des Tertiärs sich bildete.

Dagegen scheinen manche Forscher sich vorzustellen, daß am Beginn des Tertiärs eine Verbindung zwischen Nord- und Südamerika bestanden haben könne. Ohne Zweifel sind hierbei vielerlei Umstände zu berücksichtigen, so z. B. die Verbindung Floridas mit Westindien, auf welche die jetzt durch Dall genauer beschriebenen miocänen Landschnecken von Florida bestimmt hinweisen; über die wechselvollen Vorgänge im Bereiche der westindischen Inseln ist wohl ein recht zuverlässiges Urteil zurzeit noch nicht möglich; allein gerade für die älteste Zeit müssen wir meines Erachtens eine scharfe

Trennung des Gebietes der Vereinigten Staaten von jenem Südamerikas annehmen. Die Süßwasserfauna beider ist nämlich enorm verschieden, sowohl bezüglich der Najaden und anderer Mollusken als bezüglich der Fische, Schildkröten, Amphibien usw. Nordamerika mit seinen Cypriniden, Urodelen usw. schließt sich in all diesen Punkten der paläarktischen Region an, Südamerika aber, d. h. Archiguiana, bietet uns zu Afrika nahe Beziehungen. Hinsichtlich der Süßwasserfische ist dies so bekannt, daß ich nicht darauf eingehe, indem ich nur daran erinnere, daß Afrika durch seine späteren Beziehungen zur mediterranen und indischen Fauna so viele neue Elemente hinzugewonnen hat, daß die alten gemeinsamen Züge nicht mehr so klar hervortreten.

Wie nach Hebung des Isthmus von Panama die Säugetiere und Vögel und Lepidopteren der angrenzenden Gebiete sich rasch vermischten, so geschah es auch mit allen anderen lebhaft wandernden Geschöpfen des Wassers und des Landes. So sehen wir *Cinosternon*-Arten und andere Schildkröten nach dem Norden Südamerikas eindringen, selbst zwei Arten von Urodelen *(Spelerpes)* dringen bis Ecuador vor, und mehr noch macht sich der Austausch bei den Batrachiern und Lacertiliern bemerkbar. Wie wesentlich es ist, die beiden Elemente, aus denen Südamerika entstanden, getrennt zu betrachten, wird niemand verkennen, der sich Rechenschaft zu geben sucht über die geographische Verbreitung der Frösche. Raniden fehlen Archiplata ebenso vollkommen wie *Aglossa*, Urodelen u. a., finden sich aber in Ecuador und Colombien. Die *Aglossa* und *Dendrobatidae* sind auf Archiguiana, Afrika und Madagaskar beschränkt. Selbst einzelne Gattungen der Süßwasserfische wie *Pimelodes* haben Arten in Südamerika und Afrika, dem gemeinsamen Gebiete der Chromiden und Characiniden, und bei den Wasserpflanzen des Genus *Pontederia* haben wir sogar den Fall, daß eine und

dieselbe Spezies *Eichhornia natans* im Inneren von Afrika und Südamerika sich findet. — Niemand, der sich ernstlich mit dem Studium der Süßwasserfauna befaßt, kann die enorme Verschiedenheit zwischen Nord- und Südamerika verkennen, wobei Zentralamerika sich an Mexiko anschließt. Die marinen Ablagerungen des Kreide- und Tertiärmeeres in Zentralamerika geben den Schlüssel hierfür ab. Ich glaube auch, daß die in diesem Sinne sprechenden Tatsachen trotz ihrer Verschleierung infolge der pleistocänen Vermischung beider Faunen, kaum ernstlich in Frage gezogen werden dürften, wohl aber besteht seit Wallaces scharfer Verurteilung großes Vorurteil gegen die Annahme der „Atlantis", der untergegangenen, bis zum Oligocän erhaltenen Landverbindung zwischen Archiguiana und Afrika. Als Grund führt man die bedeutende Meerestiefe an; als ob eine Senkung von 5000 m an und für sich wunderbarer wäre als eine ebenso bedeutende Hebung. Auch ist Wallace nicht einmal konsequent. Wenn er Lemurien gelten läßt und an eine sogar noch miocäne Landverbindung zwischen Neu-Guinea und Südamerika denkt, sollte er auch der Atlantis nicht entgegentreten. Wo diese Brücke liegt, ist wohl zurzeit nicht zu entscheiden. Die spärlichen Reste derselben können durch wiederholte Hebung und Senkung ähnlich wie in Neu-Seeland ihre alte Fauna großenteils oder ganz verloren haben. Die subfossilen Bulimus aber in St. Helena weisen dieser Insel einen Platz an als einem Teil dieser alten Brücke über den Atlantischen Ozean, durch welche sich auch das Vorkommen zahlreicher identischer Spezies von marinen Mollusken in Brasilien, Westindien und an der atlantischen Küste von Afrika erklärt.

Wenn es wohl auch nach dem bisher Bemerkten nicht zweifelhaft bleibt, daß wir es in Archiplata mit einem alten Festlandsgebiet zu tun haben, welches seit der Trias als

solches sich erhielt, so hat diese Ansicht, zu der ich durch das Studium der Süßwasserfauna gelangte,[1]) fast gleichzeitig von anderer Seite eine unerwartete Bestätigung gefunden. Der um die Kenntnis argentinischer Tertiär-Säugetiere hochverdiente Forscher Florentino Ameghino[2]) hat nämlich eine Abhandlung veröffentlicht über eine alte Säugetierfauna Patagoniens, welche er teils der Kreide, teils dem unteren Eocän zuschreibt, welche aber, wie ich vermute, vielleicht ganz der Kreide angehört. Ameghino faßt die Mehrzahl der australischen rezenten Beutler sowie Plagiaulaciden und die mesozoischen Gattungen als *Diprotodonta* zusammen, Beuteltiere, welche charakterisiert sind durch Syndaktylie der zweiten und dritten Fußzehe, ein Paar stark entwickelter oberer Inzisiven, von zwei Paaren kleinerer begleitet, und ein Paar sehr stark entwickelter unterer Inzisiven und kleine oder fehlende Caninen. Es hat sich nun ergeben, daß in Patagonien Schichten existieren, deren Säugetierreste ausschließlich aus Plagiaulaciden bestehen. Meines Wissens kennt man keine tertiäre Fauna solcher Zusammensetzung, wohl aber hat Marsh neuerdings Säugetiere der Kreide von Nordamerika beschrieben, die ebenso ausschließlich aus Plagiaulaciden bestehen, und das ist für mich der Grund, weshalb es mir wahrscheinlich dünkt, daß wir es auch bei den Plagiaulaciden der Uferbänke des Rio St. Cruz in Patagonien mit einer Kreidefauna zu tun haben.

Diese patagonischen Beuteltiere schließen sich keiner anderen Gruppe lebender oder fossiler Beutler näher an als vielen der rezenten australischen Gattungen. Das spricht sich vor allem in dem einfachen quadrituberkularen Bau der

[1]) H. v. Ihering, Die geographische Verbreitung der Flußmuscheln. „Ausland“ 1890. Nr. 48 und 49.

[2]) Florentino Ameghino, Los Plagiaulacideos Argentinos. Buenos Ayres 1890.

Zähne aus, während die europäisch-nordamerikanischen Vertreter Höcker in zwei bis drei Längsreihen auf den Molaren tragen. Das kommt weder in Australien noch in Patagonien vor. Ich stimme hierin ganz mit Ameghino überein, nicht aber darin, daß er durch eine — geographisch unmögliche — eocäne Wanderung diese Plagiaulaciden von Patagonien nach Nordamerika einwandern läßt. Außerdem haben nach den neuen Entdeckungen von Marsh, welche Ameghino noch nicht bekannt waren, schon in der Kreide in Nordamerika polymastodonte und quadrituberkulare Diprotodonten zusammengelebt, und sicher gehen daher beide Typen auch schon in dem Jura nebeneinander her. Die Gattungen aber mit serialer Anordnung der zitzenförmigen Tuberkel in zwei bis drei Längsreihen scheinen nach dem australisch-archiplatischen Gebiete niemals gelangt oder doch sehr früh wieder erloschen zu sein. Wäre, wie Ameghino meint, in der Kreide ein Landweg von Nordamerika nach Argentinien offen gewesen, so würde diese Verbreitung unerklärlich sein. Die Gattung *Didelphys*, welche zwar in Nordamerika tertiär vorkommt, fehlt auch in Europa nicht, resp. es können von deren europäischen Vorläufern, den Peratherien, die *Didelphys* nach beiden Amerikas sich abgezweigt haben, ohne über Nordamerika nach Südamerika gelangen zu müssen. Die *Didelphys*, die in Australien fehlen, sind daher der altweltlichen Einwanderung zuzuschreiben.

Wenn nun Ameghino hieraus den Schluß zieht, daß im mesozoischen Zeitalter ein Kontinent Australien und Argentinien verbunden haben müsse, so spricht er dasselbe aus wie Hutton, ich und viele andere Forscher, welche sich mit Flora und Fauna beider Gebiete befaßt haben, nur daß er mit mir diesem Kontinent ein höheres Alter gibt, als Hutton es annahm. Der betreffende Satz lautet: Die rezenten australischen Diprotodonten müssen sonach in diesem Kontinente

zum mindesten bis zur Basis des Eocäns zurückreichen, wogegen die gemeinsamen Vorfahren der australischen und argentinischen Diprotodonten in eine viel weiter zurückgelegene Epoche reichen müssen, während deren sie sich auf einem weiten Kontinente ausbreiteten, welcher in mehr oder minder kontinuierlichem Zusammenhange Australien und Südamerika vereinigte. Ameghino nimmt an, daß dieser Kontinent sich im pazifischen Ozean befand und bis in die Trias zurückreichte.

Es ist klar, daß diese Ergebnisse in vieler Hinsicht die bisherigen Vorstellungen modifizieren müssen. Die von Hutton erwähnte Theorie, wonach man an eine tertiäre Einwanderung nordischer Typen über die Andenkette nach dem australischen Gebiete denken konnte, wird hinfällig; denn während der Kreide und im Beginn des Tertiärs gab es keine Andenkette, und als sie, wenn auch von geringer Höhenerhebung, zustande kam, trug sie eine tropische, nicht eine alpine Flora. Noch weniger ist an eine Einwanderung nordischer Pflanzen über die ganze Länge der Anden von Nordamerika her aus den angegebenen Gründen zu denken. Soweit überhaupt ein Austausch von Pflanzen zwischen Australien usw. und Südamerika zustande kam, wird er dieselbe Landbrücke benutzt haben, auf der in anderer Breite oder in anderer Zeit auch die antarktische Flora zeitweise vordrang.

Ob überhaupt eine scharfe Scheidung zwischen südamerikanischer und antarktischer Flora in dem Maße wie bisher noch durchführbar sein wird, erscheint mir zweifelhaft. Diejenigen, welche mir hierin nicht beipflichten, müssen allerdings zuvor die pflanzengeographischen Verhältnisse von Rio Grande do Sul, zumal dessen Süden kennen lernen, wo neben argentinischen und in Uruguay gemeinen Pflanzen auch solche des mittleren Brasilien vorkommen, so *Cedrela*, *Erythroxylon*, *Tecoma*, *Erythrina* usw. neben *Scutia*, *Duvaua*, *Celtis*,

Jodina, Phyllanthus, Lucuma usw., ja selbst die patagonische *Berberis spinescens* und, wie ich glaube, auch *Colletia.*

Es ergibt sich somit, daß das Bild von den Beziehungen Südamerikas zu den anderen Faunengebieten, wie ich es hier entworfen, in sehr starkem Gegensatze steht zu den Ansichten von Wallace, daß aber bezüglich der Beziehungen zu Australien und Neu-Seeland, wenn auch hinsichtlich Südamerikas vielfach modifiziert, meine Darstellung gut harmoniert mit jener, zu welcher Hutton und andere Forscher gelangt sind, welche Flora und Fauna der australischen Region studiert haben.

Um zum Schlusse diese Resultate nochmals übersichtlich zusammenzustellen, so wären sie nachstehende:

Südamerika ist von der Kreide bis zum Ende des Pliocän vollkommen von Nordamerika getrennt gewesen. Ein südamerikanischer Kontinent existiert erst seit dem Oligocän. Er bestand dann aus zwei nur durch die schmale Landzunge der Anden verbundenen Teilen, welche vor dem Oligocän völlig voneinander getrennt waren. Diese beiden Teile sind Archiplata, das Gebiet, welches heute von Chili, Argentinien, Uruguay und Südbrasilien eingenommen wird, und Archiguiana, das Hochplateau von Venezuela und Guiana umfassend. Jedes dieser Gebiete besaß seine eigene Fauna und Flora, welche voneinander so gänzlich verschieden waren, wie heutigentags jene von Inner-Afrika und Nordamerika. Archiguiana muß durch eine bis zum Oligocän erhaltene Landbrücke, von der St. Helena noch einen Rest darstellt, mit Afrika verbunden gewesen sein, indes Archiplata sich nach Süden in einen südpazifisch-antarktischen Kontinent fortsetzte, welcher während der ganzen mesozoischen Zeit dieses Gebiet mit dem pazifischen Kontinent in Verbindung brachte, von dem sich zuerst eine Anzahl polynesischer Inseln, dann Neu-Seeland, zuletzt Australien und Neuguinea ablösten. Ob die Atlantis nur nach Archiguiana, oder ob

ein südlicher Ausläufer gegen einen Teil von Brasilien gerichtet war, der sich zwischen Rio, Bahia und dem Rio S. Francisco erstreckt, wie das Verhältnis zu Westindien, welches Alter diesem Teile Brasiliens, sowie Archiguiana zukommt, ob das brasilianische Küstengebirge auch erst während der Tertiärzeit sich hob, wie ich vermute, das alles bleibt ebenso noch zu untersuchen, wie der jedem dieser Teile ursprünglich zukommende Anteil an jener gemischten Fauna und Flora, welche wir jetzt als „südamerikanische" bezeichnen.

Während somit noch vieles unklar bleibt, scheint mir das, was sich über Archiplata und seine Verbindung mit dem antarktischen Kontinent ergibt, eine wesentliche Errungenschaft zu sein. Daß Archiplata eine alte gemeinsame Flora und Süßwasserfauna besaß, daß die zu Ende der Kreide oder im Eocän beginnende, aber in ihrer Hauptsache erst bei und nach Ende des Tertiärs beendete Hebung der Anden (an Stelle eines mit einem Golf südwärts nach Archiplata eindringenden Jurameeres) von Anfang an eine Wasserscheide schuf, welche die tertiäre, nach Archiplata eindringende Süßwasserfauna nicht überschreiten konnte: dieses wesentlichste Resultat meiner bisherigen Süßwasserstudien scheint mir eine ebenso einfache wie neue Erklärung zu geben für eine große Menge sonst unverständlicher Tatsachen der geographischen Verbreitung der Flora und Fauna Südamerikas.

Wenn dies also die Ergebnisse sind, zu welchen bezüglich Südamerikas Tier-Geographie und Geologie übereinstimmend führen, so glaube ich andererseits, daß auch die nordamerikanischen Forscher ihre eigenen Erfahrungen hiermit gut in Einklang bringen können. Heilprin[1]) erörtert die Geschichte der Laramie-Region und ihrer stellenweise

[1]) A. Heilprin, The geographical and geological distribution of animals. London 1887, S. 210.

4—5000 Fuß Mächtigkeit erreichenden lakrustinen Ablagerungen, die anfangs rein marinen Charakter aufweisen, späterhin auf Ablagerung in Süßwasser hinweisen. Den Ausgangspunkt bildete ein das Gebiet der Vereinigten Staaten quer durchschneidender Arm des Meeres, welcher also während der Kreidezeit einen Austausch von Süßwassertieren zwischen Nord- und Südamerika ebenso verhindern mußte, wie einen Austausch von Beuteltieren zwischen Patagonien und den Vereinigten Staaten (a continental arm of the sea, which projected completely accross the United States during the cretaceous period).

Aber nicht nur auf den uns speziell berührenden Gebieten Südamerikas muß die Wallacesche Lehre zurückgewiesen werden, sie ist auch unzureichend für Australien und Polynesien. Wallace zwar meint, die Vögel seien für Polynesien die einzige Gruppe des Tierreiches, „auf welche wir etwas geben können".

Mit mehr Recht wird man den Satz umdrehen können und behaupten, daß neben den Säugetieren die Vögel die einzige Gruppe sind, auf welche wir nichts geben können, wenn wir die alte Geschichte Polynesiens zu entwirren suchen wollen. Denn Vögel und placentale Säugetiere gehören in ihren modernen Repräsentanten durchaus dem Tertiär an, können also für die Verbreitungswege der Organismen während der Sekundärepoche nicht in Betracht kommen. Zudem sind die Vögel durch ihr aktives Flugvermögen und durch die passiven Wanderungen, welche sie, vom Winde verschlagen, durchmachen können, für Ermittelung alter geographischer Landwege gar nicht verwertbar.

Wenn dagegen Wallace die Verbreitung der Lacertilier über die polynesischen Inseln bis zu den Sandwichsinseln hin durch Wanderungen derselben durch den Ozean erklären will,

so ist das eine ebenso kühne Hypothese, wie sein Versuch einer Erklärung des Vorkommens identischer Süßwasserfische in Neu-Seeland und Patagonien durch Transport ihrer Eier mittels Eisberge. An solche Hypothesen mag sich klammern, wer die Wallacesche Theorie von der Unveränderlichkeit der Kontinente und Meerestiefen retten will, man kann aber nicht verlangen, daß auch unbefangen urteilende Forscher eine so unglaubliche Erklärung akzeptieren sollen.

Betrachten wir die Verhältnisse, wie sie in Wahrheit liegen, so sehen wir von Westen nach Osten in Polynesien die Tierwelt mehr und mehr verarmen. Eine ziemlich weite und gleichmäßige Verbreitung haben an neueren, d. h. nicht über das Tertiär hinausgehenden Gruppen des Tierreiches nur solche, welche, mit Flugvermögen versehen wie Vögel und Fledermäuse, mit aktiver und passiver Wanderung von Insel zu Insel gelangen konnten, wobei wieder die Vögel eine weitere Verbreitung zeigen als die Fledermäuse[1]). Wenn Vögel den Atlantischen Ozean überfliegen und auch sonst weite Wanderungen vollführen, so stehen wir hiermit wirklich auf dem Boden der Tatsachen. Sehen wir von dieser Tertiärfauna ab, so haben wir zunächst solche Typen ins Auge zu fassen, welche in unzweifelhaften Vertretern in die Kreide zurückgehen, wie Schlangen und Anuren. Ihre Verbreitung ist eine ziemlich weite, namentlich auch auf den Fidschiinseln sind sie wohl vertreten. Noch weiter nach Osten aber reichen die Lacertilier, deren Reste unter den in der Lebewelt vertretenen Reptiliengruppen geologisch am weitesten zurückreichen. Ist das Zufall? Wenn schwimmende Bäume und Eisberge solchen Transport vermittelt haben sollten, warum transportieren sie denn nur solche alte Typen? Und

[1]) Bezüglich der Fledermäuse hingegen ist es sehr wohl möglich, daß sie im wesentlichen gleichen Schritt hielten mit den Muriden, die, wie Wallace meint, früher auch in Neuseeland vertreten waren.

will man auch den Transport von *Physa*,[1]) *Limnaea* und anderen Süßwassermollusken durch das Meer sich vollziehen lassen? Das ist einfach unmöglich, denn Salzwasser tötet diese Bewohner des Süßwassers sofort. Auch die Landmollusken von Polynesien gehören einer sehr alten Gruppe des Tierreiches an. Weit verbreitet sind *Pupa*-Arten, einer schon in der paläozoischen Epoche vertretenen Gattung angehörig, auch alle anderen Nephropneusten haben den einfachen Liebespfeil usw. der Heliceen. Gattungen, die wie *Unio* schon im Jura auftreten, reichen vielleicht nur bis Neu-Seeland, ebenso, resp. bis Viti, die Parastaciden des Süßwassers, die nach Huxley gleichfalls als von jurassischem Alter vermutet werden müssen.

Wir haben somit einen so ausgesprochen mesozoischen Charakter der ostpolynesischen Fauna vor uns, daß nur die Annahme eines sehr alten, schon im Verlaufe der mesozoischen Periode mehr und mehr in Stücke brechenden pazifischen Kontinentes eine natürliche Erklärung geben kann. Und je mehr wir westwärts gehen, desto häufiger treten rezente Typen auf. In Neuguinea die Gattung *Sus* und Muriden, in Australien neben den Muriden auch *Canis*. Nur die Sucht, Australien für ein der plazentalen Säugetiere gänzlich entbehrendes Land zu erklären, hat *Canis dingo* zu einer Rasse des Haushundes machen können. Dieser Irrtum ist unterdessen von Nehring[2]) definitiv zurückgewiesen. *Canis* gehört offenbar zu den ältesten Raubtieren, *Canis*-Arten finden sich in Indien wie auf Sumatra, und *Canis dingo* ist ebenso ein domestizierter Wildhund, wie *Canis latrans* der nordamerikanischen Indianer oder *Canis ingae* der alten Peruaner.

---

[1]) *Physa*-Arten kommen auf den Fidschi- und Tonga-Inseln vor, neben zahlreichen *Succinea*-Arten, doch scheinen die kleinen Inseln im ganzen der Erhaltung der Süßwasserfauna wenig günstig gewesen zu sein.

[2]) Nehring i. d. Sitzungsber. der naturforschenden Freunde. Berlin 1882, S. 67. Zoolog. Garten 1885, S. 164.

Daß nicht mehr moderne Säugetiere[1]) nach Australien und Neuguinea einwanderten, liegt offenbar daran, daß sie im Lande eine den verschiedenartigsten Lebensbedingungen so vollkommen angepaßte Fauna von Beuteltieren schon antrafen, daß nur wenige sich behaupten konnten. Die Theorie von den schwimmenden Bäumen mit *Sus, Canis,* Muriden, Eidechsen, Süßwasserschnecken usw. in ihren Ästen wird eben, wie so vieles an der Wallaceschen Theorie, aufzugeben sein, und auch die Botaniker werden wohl nicht zögern, die Transporte durch Strömung und Wind auf ein bescheideneres Maß zurückzuführen.

Jedenfalls steht der Wallaceschen Theorie von der Unveränderlichkeit der Kontinente und Meerestiefen eine andere entgegen, welche, sehr genau zwischen der Verbreitung verschiedenalteriger Tiergruppen unterscheidend, aus der Verbreitung der paläozoisch und mesozoisch bereits auf unserem Erdball vertretenen Gattungen und Familien die Verbreitungswege zu erkennen bestrebt ist, auf welchen während der mesozoischen Epoche die Verbreitung der Organismen vor sich ging. Möchte der hochverdiente Altmeister der Tiergeographie ob dieser Wendung nicht zürnen, sich vielmehr an dem Gedanken erfreuen, daß, wie weit auch in einzelnen Fragen die Meinungen geteilt sein mögen, doch er es war, welcher der Tiergeographie ihre moderne solide Grundlage, ihre neue Behandlungsweise, ihre Fragestellung wie ihre Ziele und Aufgaben in mustergültiger Weise zugewiesen hat.

---

[1]) Eine ebenso überraschende moderne Einwanderung ist *Mycetopus rugatus* des Victoria River in Nordaustralien. Meiner Meinung nach stammt er aus Asien, nicht aus Südamerika, wo *Mycetopus* im Archiplatagebiete ursprünglich fehlte. Möchten die australischen Kollegen doch Sorge tragen, daß Anatomie und Embryologie dieser Spezies untersucht werden kann, deren Zugehörigkeit zu *Mycetopus* so lange noch fraglich bleibt.

Siebentes Kapitel.

Die Palaeo-Geographie Südamerikas.

(„Das Ausland“, Stuttgart 1893, Nr. 1—4.)

Im vorigen Jahrgange des „Ausland“ gab ich in zwei Artikeln vorläufige Mitteilungen über einige der wesentlichsten Resultate meiner Studien über die geographische Verbreitung der Süßwassertiere und die Rückschlüsse, welche aus ihnen über die Verteilung der Festlandsmassen während der mesozoischen Epoche abgeleitet werden können. Die Beachtung, welche diese mehrfach zum Teil oder in toto in andere Sprachen übersetzten Artikel fanden, veranlaßte mich, den Gegenstand, zumal nach der geologischen Seite hin weiter zu verfolgen, wobei ich zu meiner Überraschnng die Erfahrung machen mußte, daß man Folgerungen, wie sie für die Tiergeographie zuerst und im vollen Gegensatze zu Wallace von mir bezüglich der alten Geschichte Südamerikas entwickelt wurden, geologischerseits längst in fast übereinstimmender Weise gewonnen und sogar kartographisch realisiert hat. Im folgenden soll nun an der Hand der bezüglich geologischen Literatur, aber unter Kontrollierung und Ergänzung durch die tiergeographischen Tatsachen, die Geschichte der Umwandlungen Amerikas dargestellt werden.

Den Geographen, die merkwürdigerweise diesen nur von Naturforschern studierten Phasen der Entwicklung der Erdoberfläche bis jetzt wenig Beachtung widmen, möge diese Studie besonders empfohlen sein. Die Ideen über Insel und Festland scheinen zurzeit bei Geographen und Naturforschern zum Teil recht verschieden zu sein. Von den Wallaceschen Lehren, welchen diesen Ideen zum Teil zu Grunde liegen, bleibt bezüglich der wichtigsten großen Axiome, wie z. B. der Unveränderlichkeit der größeren beiden tiefen Ozeane, nichts mehr bestehen. Ozeanische Inseln gibt es so

gut wie nicht, von kleinsten vulkanischen usw. abgesehen. Alle sind einst Festland gewesen. Während der palaeozoischen und eines Teiles der mesozoischen Epoche, überwog die Festlandbildung auf der südlichen Hemisphäre und im großen Ozean. Dann versank das Festland der Südsee immer mehr, Asien und Europa vergrößerten sich. Alles ist in Fluß, nichts bleibend als der Wechsel. Eine die heutige Konfiguration der Erdoberfläche als Basis der geographischen Philosophie nehmende Auffassung[1]) könnte nur deskriptiv Berechtigung haben, zu einem wissenschaftlichen Verständnisse kann sie nicht führen. Auch hier ist die Entwicklungsgeschichte die große Leuchte, auch hier ist das Gewordene nur verständlich, wenn man seine Entstehungsweise kennt. Für die Erkenntnis dieser Umwandlungen aber, das lehrt auch die vorliegende Studie wieder, bietet die tiergeographische Forschung eines der wichtigsten Hilfsmittel dar.

Der älteren, naiven, geographischen Auffassung erschien ganz Amerika als ein einheitlicher, großer natürlicher Kontinent. In diesem Sinne hielt man die Felsengebirge für die unmittelbare Fortsetzung der Anden. Alle diese verschiedenen Gebirgsketten sollten in ihrer Gesamtheit einen einzigen, riesigen Gebirgszug repräsentieren, welcher von der Behringsstraße bis zum Feuerlande, in geringer Entfernung vom stillen Ozean, wie ein Rückgrat den Körper des Erdteils durchziehen sollte, aus einer einzigen Spalte hervorgehoben, in einer Ausdehnung von mehr als 15000 Kilometer. Dieser

[1]) C. F. Hettner, Die Typen der Land- und Meeresräume (Ausland 1891, p. 440 und 470). Was Hettner, der von Richthofens Auffassung vorlegt, S. 446, gegen Tier- und Pflanzengeographie sagt, statuiert zwischen dieser und der rein geographischen Betrachtung einen Gegensatz, der unmöglich eine innere Berechtigung haben kann. Im Gegensatz dazu, weise ich hier speziell hin auf die Übereinstimmung der geologischen und der tiergeographischen Forschung, die beide völlig unabhängig zu übereinstimmenden Resultaten führten.

Auffassung setzt sich aber die Tatsache entgegen, daß am Isthmus von Panama die südamerikanischen Kordilleren enden, wie denn auch den Einsenkungen von Nicaragua und Tehuantepec, eine Verbindung der Gebirge von Mittel- und Nordamerika nicht nachgewiesen werden kann.

Wenn somit schon die gegenwärtig zu beobachtenden Verhältnisse der oben geschilderten Auffassung den Boden entziehen, so wird deren Unhaltbarkeit völlig klar, wenn man auch die ältere Geschichte Amerikas mit in Betracht zieht. Wie wir in folgendem sehen werden, ist Amerika als Kontinent, geologisch gesprochen, sehr jungen Datums. Man kann nirgends auf der Erde zwei benachbarte Gebiete finden, welche in gleicher Weise so lange voneinander getrennt gewesen wären, wie Nord- und Südamerika. Ob in der paläozoischen Periode einmal ein Zusammenhang bestand, ist sehr fraglich und nicht nachweisbar, sicher aber waren in der mesozoischen Epoche beide Amerika getrennt, und ebenso während des größten Teiles der Tertiärformation. Wir wollen diese Entwicklungsgeschichte des amerikanischen Kontinents in folgendem skizzieren, müssen jedoch zuvor einen Blick auf die geologischen Verhältnisse werfen.

1. Die geologischen Verhältnisse.

Wenn man von einem vorherrschenden Gesteine schlechthin in Südamerika reden wollte, so kann als solches nur der Granit in Betracht kommen. Sehr häufig ruht die Muttererde unmittelbar auf ihm auf. Granit und andere ältere Massengesteine bilden mit den metamorphischen Gebilden der azoischen Formation auch die Grundlage der Gebirgsländer von Brasilien und Guiana, wie der Kette der Anden. Hierzu gesellen sich in großer Zahl vulkanische Bildungen, besonders Trachyt, in den Anden Andesit. Diesen älteren kristallinischen Gesteinen und vulkanischen Gebilden gegen-

über treten die sedimentären Formationen fast überall sehr, zum Teil selbst in ganz überraschender Weise, zurück. Wie Derby sagt, waren bis zum Jahre 1867 überhaupt noch keinerlei Versteinerungen aus dem ganzen riesigen Brasilien bekannt, auch jetzt sind es ihrer noch herzlich wenig. Die Verhältnisse in Brasilien sind in vielfacher Hinsicht lehrreich und charakteristisch; sie mögen daher hier zunächst dargelegt werden, wobei ich der Darstellung von Orville A. Derby[1]) folge.

Die Grundlage des großen brasilianischen Hochlandes besteht aus alten metamorphischen Gesteinen, welche ausschließlich die Berge bilden und fast in allen Provinzen überall da erscheinen, wo eine tiefe Denudation der Ebene erfolgte. Sie teilen sich in zwei Serien, eine ältere aus hochkristallinischen Felsen, wie Granit, Syenit, Gneiß und Tonschiefer bestehende, und eine minder vollkommen kristallinische, welche sich aus Quarz, Schiefer, Kalken und Eisenmineralien zusammensetzt. Hartt hat letztere dem huronischen, erstere dem laurentinischen Systeme der azoischen Formation zugeteilt, und diese Ansicht hat eine Bestätigung gefunden durch die an mehreren Punkten erfolgte Auffindung des *Eozoon canadense*, des charakteristischen Leitfossils des laurentinischen Systems. In der Serra do Mar ist das häufigste und charakteristischste Gestein granitischer Gneiß mit geringer Stratifikation, oft das Ansehen von Porphyr gewinnend, häufig Granaten enthaltend. In der Serra da Mantiqueira herrschen schiefriger Gneiß und Tonschiefer vor. Im Osten von Minas Geraes finden sich schöne Graphitlager, und mancherlei Edelsteine treten auf, wie Chrysolith, Turmalin,

[1]) Orville A. Derby, Kap. V in der abgekürzten Übersetzung des Buches von Wappaeus (J. E. Wappaeus, A Geographia phisica do Brasil, Rio de Janeiro 1884). Für genaueres Studium sei verwiesen auf Ch. F. Hartt, Geology and Physical Geography of Brasil, 1870.

Amethist, Andasulit u. a., die indessen nur in geringem Grade ausgebeutet werden.

Das huronische System ist speziell charakteristisch für Goyaz und die Serra do Espinhaço, Glimmer- und Chloritschiefer, sowie Quarz herrschen vor, erstere zuweilen biegsam, und dann als Itakolumit bezeichnet. Wird der Glimmer eisenhaltig, so nennt man ihn Itaperit, der bei Zurücktreten des Quarzes in Hämatitlager übergeht, seltener in Magnetit. Durch diese außerordentlich reichhaltigen und verbreiteten Eisenlager stellen die huronischen Regionen von Brasilien dieses unter die eisenreichsten Gebiete der Erde. Wo diese Eisenlager zu Tage treten, sind sie überzogen mit einer Kruste jüngeren Ursprunges von Eisenmineralien, welche durch Limonit zu Konglomeraten verbunden sind und welche man Tapanhoacanga nennt, und deren Ausbreitung oft meilenweit reicht. Auch Marmor tritt massenhaft auf. Der schiefrige Charakter der huronischen Schichten, welche in steilem Winkel geneigt sind, verleiht den Bergen, die sie bilden, ein eigentümliches, gezähntes Aussehen, welches sehr kontrastiert gegen die Kuppeln und Spitzen des laurentischen Systems.

In diesem huronischen Systeme ruht der große Mineralreichtum Brasiliens. Das Eisen wird bis jetzt nur durch eine geringe Zahl von Hüttenwerken ausgebeutet. Aus ihm oder aus dem durch seinen Zerfall gebildeten Alluvium stammt auch das in den zentralen Teilen Brasiliens gewonnene Gold. Reich an diesem ist die Tapanhoacanga, in welcher das Gold in unregelmäßigen Adern in einer eigentümlichen Mischung von Eisenerz und Mangan, dem Jacutinga, erscheint. Im übrigen erscheint Gold in Form von Adern in Quarz.

Seit langer Zeit schon vermutete man einen Zusammenhang zwischen den diamantführenden Alluvionen von Minas und Matto Grosso, und dies ist jetzt definitiv erwiesen durch

Derby und Gorceix, welche bei Diamantina Diamanten nachwiesen in Adern des huronischen Systemes, welche jenen gleichen, in denen bei Ouro Preto die Topaze gefunden werden. Die Serra do Espinhaço ist großenteils überzogen von einer Decke von Sandstein. Er ist nicht selten mit dem Itakolumit verwechselt worden, allein er liegt ungleichförmig über den Gebilden der azoischen Formation. Er wird wahrscheinlich dem Silur angehören, wiewohl sich beim Mangel von Fossilien darüber nichts Sicheres sagen läßt. Wahrscheinlich gehört auch ein Teil der Sandsteine an der Wasserscheide des Tocantins und S. Francisco, sowie im Quellgebiete des Paraguay und Amazonas ebenfalls zum Silur.

In den Campos von Paraná trifft man horizontale Schichten von Sandstein, Kalk und Tonschiefer, welche den Versteinerungen nach dem Devon angehören. Die Karbonformation ist von S. Paulo bis Rio Grande do Sul an zahlreichen Stellen nachgewiesen, in letzterem Staate und in Santa Catharina wird sie auch abgebaut, freilich in geringem Maße. Diese letzteren beiden paläozoischen Formationen sind oftmals von riesigen Massen von Diorit durchbrochen, welche durch Verwitterung eine dunkelrote Erde liefern, die ihrer Fruchtbarkeit wegen berühmte „*terra roxa*“.

Nach Westen von diesen paläozoischen Formationen dehnt sich im Paranábecken eine Lage von Sandsteinen aus, begleitet von zahlreichen Schichten von Mandelstein-Trapp, welche nach Aussehen und Mineral sehr den Gesteinen der europäischen und nordamerikanischen Trias gleichen, der man sie vorläufig zurechnet. Diese Formation dehnt sich nach Süden bis Rio Grande do Sul und Uruguay aus. In letzteren beiden Staaten werden die in ihr häufigen Achate und Amethyste massenhaft gesammelt, resp. aus dem Alluvium ausgegraben, und exportiert. Auch im Tale des Rio S. Francisco finden sich harte Sandsteine und Kalke, welche dem

Silur und Devon angehören und in denen sich die durch Lunds Forschungen bekannt gewordenen, vermutlich pliocäne Säugetierreste enthaltenden Höhlen, vorfinden.

Die Juraformation ist, soviel man weiß, in Brasilien nicht vertreten, wohl aber die Kreide. Im mittleren Laufe des Rio St. Francisco enthält dessen Tal Sandsteine und Tonschiefer mit Versteinerungen, welche jenen der Kreideformation des Parnahybatales gleichen. In dieser ganzen Gegend ist der Boden mit Salz imprägniert, so daß man erwarten kann, auf Salzlager zu stoßen. In der Kreideformation des Parnahybabeckens trifft man Kalkknollen, welche Fische enthalten. Auch in Ceará trifft man diese Formation.

Die Tertiärformation ist schwach vertreten. In den Tälern des Oberlaufes der Flüsse Parnahyba und Tieté in S. Paulo und an verschiedenen Punkten in Minas Geraes hat man kleine Becken von Süßwasserablagerungen angetroffen, die häufig Lignit enthalten. Tertiäre Brackwasserablagerungen kennt man von Pebas am oberen Amazonas, und auch sonst längs des Amazonas. Ebenda hat man bei Purús auch Kreide angetroffen mit charakteristischen Fossilien. Die Kreideformation des nordöstlichen Brasiliens ist im allgemeinen nicht weit von der Küste entfernt, auch wenig über das Niveau des Ozeans erhoben. So sind die Süßwasserablagerungen der Kreide von Bahia 30—40 m über den Meeresspiegel gehoben, wogegen die Kreideschichten des inneren Hochlandes in beträchtlich größerer Höhe liegen. Längs der ganzen Küste, von Rio bis zum Amazonas, trifft man tertiäre Ablagerungen, Plateaus bis zu etwa 100 m Höhe bildend, welche an ihrem Abfall gegen das Meer aus buntgefärbten Sanden und Tonen bestehen, welche der nördlichen Küste des Landes ein sehr charakteristisches Aussehen verleihen. Die Kreide- und Tertiärschichten Brasiliens haben

in Ch. White[1]) einen sehr eingehenden Bearbeiter gefunden. Ein Teil derselben scheint indessen dem Eocän anzugehören, so nach Behrendsen[2]) die Schichten von Maria Farinha im Staate Pernambuco.

Eine Übersichtskarte der Geologie Südamerikas hat kürzlich Prof. G. Steinmann[3]) für die 2. Auflage des physikalischen Atlas von Berghaus ausgearbeitet, dieselbe mit einigen Erläuterungen begleitend, von denen einiges hier mitgeteilt werden soll. Es ist zunächst bemerkenswert, daß fast alle Glieder der paläozoischen Formationen in Südamerika durch marine Ablagerungen vertreten sind. Die am meisten veränderten kamprischen und silurischen Schichten bieten sehr wenig an Versteinerungen. Die reichste, bis jetzt bekannte paläozoische Fauna Südamerikas ist jene des Devon, aus der über 150 Arten beschrieben wurden. Eine reiche von Ulrich beschriebene Devonfauna traf Steinmann im östlichen Hochlande von Bolivia. Dieselbe erweist sich als ein wichtiges Bindeglied zwischen dem Devon von Nordamerika einerseits, und jenem von Brasilien, den Falklandsinseln und Südafrika andererseits. Die reichlich fossilführenden Tonschiefer und Sandsteine, welche in Brasilien und Bolivien weit verbreitet sind, vertreten die Oriskany-Sandsteine, die Oberhelderberg- und Hamiltonschichten Nordamerikas. Ihre Fauna trägt einen amerikanischen, nicht einen europäischen Charakter, wie das die beiden, besonders häufigen und charakteristischen Brachiopoden dartun. Von diesen ist *Leptocoelia flabellites* in Nordamerika, Bolivia, den

---

[1]) Ch. White, Contribuições á Paleontologia do Brasil, Archivos do Museu nacional, Rio de Janeiro, vol. VII, 1887.

[2]) O. Behrendsen, Zur Geologie des Ostabhanges der argentinischen Kordillere, Zeitschr. d. Deutsch. Geolog. Ges., Jahrg. 1891, S. 378.

[3]) G. Steinmann, A sketch of the Geology of South America, American Naturalist, 1891, p. 855—860.

Falklandsinseln und Südafrika, *Vitulina pustulosa* in Nordamerika, Bolivia, Brasilien und Südafrika gefunden worden. Aus diesen und ähnlichen Beobachtungen geht hervor, daß ein großes Devonmeer beträchtliche Teile von Südafrika und beiden Amerika umfaßte.

Die Karbonablagerungen scheinen in Südamerika weit mehr beschränkt zu sein, als jene des Devon. Die Sandsteine des unteren Karbon enthalten keine Fossilien. Das obere Karbon, welches universell verbreitete Brachiopoden und Gastropoden enthält, auch Vertreter der Gattung *Fusulina*, ist bekannt von Peru, Bolivia und Teilen Brasiliens.

Während des Perm, der Trias und des Jura war der größte Teil Südamerikas über Meer, wie das in gleicher Weise auch in Nordamerika der Fall war. Nach den Untersuchungen, die Brackebusch in Argentinien, Steinmann in Bolivia und Derby in Matto Grosse anstellten, gehört der meist als triassisch betrachtete rote Sandstein großenteils, wo nicht ganz, der Kreideformation an.

Von hohem Interesse ist die Flora, welche während des Perm und der Trias auf dem südamerikanischen Kontinente existierte. Die Kohlenlager von Südbrasilien und jene der argentinisch-chilenischen Kordilleren enthalten Vertreter der sogenannten *Glossopteris*-Flora, welche von Südindien, Australien und Südafrika bekannt ist. Das Alter dieser Kohlenlager ist kein einheitliches. Die Flora Südbrasiliens enthält einzelne paläozoische Pflanzentypen, weshalb man sie für jungpaläozoisch hält. Dagegen gehören die Pflanzentypen der Kordilleren zur rhätischen Gruppe, und sie sind zum Teil gleichförmig überdeckt von marinen Schichten des unteren Lias.

In diesem Punkte ist nun die Darstellung von Steinmann, obwohl erst einige Monate alt, schon veraltet[1]). Es

[1]) Cf. Dr. Carlos Berg, La formacion carbonifera de la Republica Argentina Annual Soc. cient. Argentin., tom. 31, p. 209ff. 1891,

steht heute fest, daß die Steinkohlen Argentiniens zwei verschiedene Floren bergen, von denen die eine die rhätische ist, die andere der Korbonformation angehört. Der Nachweis des Vorkommens echter Karbonpflanzen in Argentinien wurde fast gleichzeitig von zwei Seiten erbracht. 1888 besuchte Dr. L. Brackebusch die Kohlenminen von Rio del Peternal bei Retamito in der Nähe von S. Juan. Unter den dort von Prof. Brackebusch gesammelten Fossilien bestimmte Prof. F. Kurtz in Cordoba *Archaeocalamites radiatus* (Brgt.) Stur., *Lepidodendron* sp. cf. *Volkmannianum* Stbg., *Cardiopteris* sp. n. (*Weissiana* Kurtz). Ebenfalls von Retamito waren Dr. C. Berg durch den Seminardirektor P. Meister neben einem Teil der schon genannten Arten auch *Cordaites bananifolius* Brgt., *Rhacopteras* sp. und eine *Cycadee* zugegangen, welche ihm von Dr. L. Szainocha in Krakau bestimmt wurden. Nach letzterem Sachkenner gehören die betreffenden Arten von *Archaeocalamites*, *Cordaites* und *Lepidodendron* sehr sicher dem Karbon und sehr wahrscheinlich seiner unteren Abteilung zu. Szainocha hatte früher schon andere Sammlungen argentinischer Fossilien beobachtet, welche wie zumal jene von Cacheuta, Provinz Mendoza, der rhätischen Formation angehören. Eine andere Fundstelle dieser Formation befindet sich zu Bajo de Dellis, Provinz S. Luis. Kurtz hat dieselben untersucht und darin u. a. *Neuropteridium validum* (O. Feistm.) gefunden, eine Art, die seither nur von Ostindien aus den Gondwanaschichten bekannt war. Dieselbe bildet nach Kurtz einen neuen Beleg für die weite Verbreitung dieser rhätischen Flora, die man nur kennt aus Deutschland, Schweden, Südafrika, Ostindien, Australien, Tasmanien und Südamerika.

---

sowie dazu F. Kurtz in der Revista Argentina de Historia Natural, tom. 1, p. 193—196, Buenos Aires 1891.

Marine Ablagerungen der Trias und des Jura finden sich in Südamerika nur im Westen, namentlich in der Kordillere von 5°—35° südl. Br. Die triassischen Fossilien entsprechen dem Typus jener von Westkanada und Kalifornien; als Leitfossil dient *Pseudomonotis semicircularis* Gabb. Im allgemeinen wiederholt sich in den pazifischen Küsten Amerikas die gleiche Sukzession des marinen Lebens während der Juraformation, wie in Europa und Ostindien, mit welchen Regionen nahe faunistische Beziehungen bestehen. Merkwürdig ist, daß ganz wie in Nordamerika, so auch in Südamerika die marinen Ablagerungen von Trias und Jura auf einen schmalen Streifen längs des pazifischen Ozeans beschränkt sind.

Während der Kreideformation dehnte sich das Meer viel weiter landeinwärts aus. Marine Kreidefossilien wurden in fast allen Teilen der Anden gefunden, sodann, wie wir sahen, im nordöstlichen Brasilien. Das Übergreifen des Meeres während der Kreideformation und besonders des älteren Teiles derselben ist auch in anderen Gebieten beobachtet, so namentlich auch in Zentraleuropa und Nordamerika. Die Kreideformation von Mexiko erweist sich als direkte Fortsetzung jener von Texas. Steinmann ist der Meinung, daß diese untere Kreide von Nordamerika sehr nahe Beziehungen darbiete zu jener von Südamerika. Die Gattung *Aucella*, die an den nordpazifischen Küsten weit verbreitet ist, wurde auch in Mexiko, Brasilien und bei Lima gefunden. Das Kreidemeer, welches den zentralen Teil von Amerika bedeckte, setzte sich wahrscheinlich weit nach Osten fort. Wir finden daher einige bemerkenswerte Beziehungen zwischen der Kreide von Südamerika, besonders Kolumbien und Peru, und jener von Nord- und Westafrika. Mehrere von Algier bekannte Arten von *Buthiceras* sind reichlich vertreten in der oberen Amazonasregion. Die rein marinen

Ablagerungen des zentralen Teiles von Amerika verschwinden gegen Norden und Süden, und scheinen durch sandige Ablagerungen ohne Fossilien ersetzt zu werden. Wahrscheinlich nimmt ein großer Teil der Rotsandsteinformationen von Brasilien, Venezuela, Bolivien und Nordargentinien in Bezug zu den marinen Sedimenten der älteren Kreide dieselbe Stellung ein, wie die Atlantosaurusbeds, die Trenity- und Tuscaloosaformationen im Norden, indem sie unter ihnen liegen oder ein Äquivalent derselben repräsentieren.

Unabhängig von den marinen Kreideablagerungen der Kordilleren, finden sich an der Küste von Südchili und namentlich auf der Insel Quirquina Glaukonitsandsteine, welche eine reiche Fauna der obersten Kreide enthalten. Neben manchen Ammonites und Bakulites, die zum Teil mit südindischen identisch sind, finden sich reichlich Gastropoden von tertiärem Typus. Diese Kreidelager sind gleichförmig überdeckt von einer Lignitformation, welche keine Kreidefossilien enthält, aber stratigraphisch intim mit ihr zusammenhängt. So bieten diese südchilenischen Schichten einen eigentümlichen Parallelismus dar mit der Chico-Tejogruppe von Nordkalifornien.

Ein anderer bemerkenswerter Punkt ist, daß in den chilenisch-peruanischen Kordilleren die mesozoischen Schichten eingelagert sind zwischen geschichteten Massen von Porphyr, Melaphyr und Andesit, die in ihrer Gesamtheit einige tausend Meter mächtig sind. Dies ist die großartigste Entfaltung eruptiver Formationen der mesozoischen Epoche, die wir kennen. Die Kordilleren von Südamerika, so bemerkenswert ob ihrer eruptiven Formationen aus jüngster Zeit, verdienen daher keine geringere Beachtung wegen ihrer submarinen, mesozoischen Eruptionen und der Injektion mesozoischer Schichten durch granitische und dioritische Gesteine (Steinmann).

Bezüglich der tertiären Formation kommt Steinmann zu Folgerungen, die zum Teil irrig sind. Er weist zunächst darauf hin, daß die Klassifikation der argentinischen Tertiärschichten durch Döring und Ameghino unhaltbar sei, weil menschliche Reste nicht nur im Pliocän, sondern auch in „miocänen Schichten von Ameghino angegeben würden". Die argentinische Pampasformation sei nichts anderes als der europäische interglaziale Löß. In diesem Falle würden die vermeinten Pliocänschichten der großen Eiszeit angehören und die Pehuelcheschichten nur die Moränenablagerungen der letzten Eiszeit repräsentieren. Die von ihm in Patagonien untersuchten Glazialablagerungen könnten leicht in zwei Gruppen geschieden werden, solche einer ersten, ausgebreiteteren Formation, die Niederungen wie Plateaus über 100 m hoch bedeckend, und eine jüngere Formation, deren Moränen längs des Fußes der Kordilleren angetroffen werden. „Die Ausdehnung der Glazialablagerungen in den Anden scheint viel größer zu sein, als man gemeinhin annimmt. Raimondi beschrieb zuerst die Moränen der Kodilleren Nevada Ancachs, etwa 9° südl. Br. bis zu 2500 m über Meeresspiegel hinabreichend. Ich selbst fand Moränenablagerungen in den Kordilleren von Copiapo (28° südl. Br.), etwa 1200 m über Meeresspiegel, während nördlich des Äquators Sievers Spuren früherer Vergletscherung in der Sierra Nevada de St. Marta und in der Sierra Nevada do Perija antraf. Daraus scheint sich zu ergeben, daß die Glazialperioden in beiden Hemisphären nicht alternierten, sondern gleichzeitig eintraten. In Bolivia weisen Tufflager darauf hin, daß ehemals der Titicacasee eine viel größere Ausdehnung hatte über das ganze Hochplateau von Südperu bis zur argentinischen Grenze" (Steinmann l. c.).

Die ältere, auch von Burmeister geteilte Ansicht, vom pleistocänen Alter der Pampas, welche Steinmann hier

vertritt, ist sehr eingehend von Ameghino kritisiert und widerlegt worden. Steinmann gegenüber muß zumal die Lößnatur der Pampas als Beweismittel für interglaziales Alter zurückgewiesen werden. Mag immerhin, was doch fraglich ist, die Bildungsweise eine ähnliche sein, so ist es sicher nicht die Bildungszeit. Irgendwelche glazialen Vorgänge sind in den Pampas nicht nachweisbar. Es gibt nur einen Weg zur sicheren Bestimmung des Alters der Pampas, das ist die Vergleichung ihrer Säugetierwelt mit jener Nordamerikas.

Südamerika stand vor und bei Beginn der Tertiärperiode einerseits mit Australien-Neu-Seeland, andererseits mit Afrika in Verbindung, und bekam so in gegenseitigem Austausche seinen ersten alten Stock von Säugetieren. Dann aber, als diese alten Landbrücken abbrachen, blieb Südamerika längere Zeit isoliert, speziell auch von Nordamerika getrennt, denn die nordamerikanischen Oligocänsäugetiere kamen ebensowenig nach Südamerika, als Toxodontien u. a. Südamerikaner nach Nordamerika. Erst in der zweiten Hälfte der Tertiärzeit kam ein Austausch der beiderseitigen Säugetierfaunen zu stande, auf eine erfolgte Landverbindung hinweisend. Wie diese Brücke beschaffen gewesen sein muß, lehren uns die fossilen Chinchilliden und Megalonyciden von Kuba und Angoilla. Erst als diese ältere Brücke einbrach, entstand die heutige von Panama. So sehen wir denn unzweifelhaft südamerikanische Gattungen wie *Glyptodon*, *Mylodon*, *Hydrochoerus* u. a. in Nordamerika auftreten, welches seinerseits an Südamerika Repräsentanten der Gattungen *Mastodon*, *Dicotyles*, *Tapirus*, *Hippidium*, *Equus*, *Cervus*, *Auchenia*, *Antilope*, *Felis*, *Smilodon*, *Lutra*, *Sciurus*, *Lepus*, *Hesperomys* u. a. abgibt. Diese nordamerikanischen Einwanderer erscheinen großenteils als absolute Fremdlinge in der südamerikanischen Fauna, wie es denn z. B. in Südamerika bis zu dieser Invasion überhaupt keine unzweifelhaften Artiodaktylen gab.

In Nordamerika nun hat man Säugetiere der Pampasformation in Ablagerungen gefunden, welche von marinen pliocänen Sanden überdeckt sind. Diese von mir in der „Revista Argentina“ (T. I, 1891, p. 213) mitgeteilte Tatsache kann nicht gut in Zweifel gezogen werden, weil sie von Dall herstammt, welcher zurzeit wohl der beste Kenner der marinen Konchylien von Nordamerika ist und sich gerade auch mit den tertiären besonders eingehend beschäftigt. Wenn also Säugetiere der Pampasformation im nordamerikanischen Pliocän auftreten, so ist es klar, daß die Formation der Pampas pliocän ist, nicht pleistocän.

In Argentinien ist die nearktische Invasion markiert durch die araukanische Formation, bis in welche hinein Ameghino Artefakte des Menschen oder seines Vorläufers glaubt verfolgen zu können. Offenbar kann der Ursprung des Menschen nicht in Südamerika gesucht werden. Sollte er in Nordamerika pliocän gelebt haben, so kann er natürlich mitsamt den anderen nordamerikanischen Einwanderern auch in Argentinien pliocän aufgetreten sein. Ameghino rechnet zwar die araukanische Formation zum Miocän, aber wie mir scheint, ohne zwingenden Grund. Ich meinerseits betrachte sie als untere Abteilung des Pliocän und die von Döring und Ameghino als oligocän gedeutete patagonische Formation als miocän. Zurzeit ist diese Frage wohl noch nicht sicher zu beurteilen, aber in dem Maße, als die Kenntnis der Pliocänfauna von Nordamerika eine intensivere wird, muß auch die Bestimmung des Zeitpunktes zuverlässiger gelingen, wann die Landverbindung zwischen beiden Amerikas zustande kam. Leider ist uns überaus wenig bekannt, über das nordamerikanische Pliocän; vielleicht weil man die betreffenden Schichten zum Teil dem Pleistocän zurechnet.

Betrachten wir die verschiedenen Tertiärfaunen von Nordamerika, so sehen wir, daß die in der Regel, so auch

von Cope dem unteren Miocän zugerechneten Whiteriver-beds noch gänzlich frei von südamerikanischen Elementen sind, und daß ihre Fauna keinerlei Vertretung in Südamerika hat. In den miocänen John Day-Beds sind bereits zahlreiche, aber noch weitaus nicht alle der später in Südamerika vorkommenden Einwanderer vertreten, südamerikanische Elemente fehlen, da die wenigen Edentaten wohl eher auf altweltliche Typen zu beziehen sein dürften, und Didelphis wohl auch von Europa kam. Ganz ähnlich steht es mit den Loupfork-Beds. Rechnet man auch diese mit Cope, noch zum Miocän und die Equus-Beds schon zum Pleistocän, so fehlt eben das Pliocän ganz. Das ist sehr unwahrscheinlich, viel eher werden die Equus-Beds pliocän sein. In ihnen ist das südamerikanische Element reich vertreten, welches doch, wie wir sahen, in Florida pliocän erscheint.

Strittig ist hiernach zumal das Alter der araukanischen Formation, die zwar unmöglich, wie Steinmann meinte, pleistocän sein kann, wohl aber entweder, und wie ich denke, am wahrscheinlichsten unteres Pliocän, oder, wie Ameghino meint, oberes Miocän sein kann.

2. Die Eiszeiten.

Es lassen sich, wie in anderen Teilen der Erde, so auch in Südamerika zwei Perioden der Vergletscherung nachweisen. Von der pleistocänen Eiszeit sprachen wir oben schon anläßlich Steinmanns bezüglicher Angaben. Steinmann bestätigte, daß in Patagonien und in den Anden die Ansammlung und Wirkung der Eismassen zeitweise eine etwas größere war, als jetzt. Ob es nicht ein Mißbrauch des Wortes „Eiszeit" ist, dieses auf Südamerika anzuwenden, möge dahingestellt bleiben, jedenfalls sind diese jüngeren glazialen Erscheinungen sehr geringfügiger Art, nie haben

sie die allgemeinen physischen Bedingungen des Landes wesentlich beeinflußt.

Es wäre das anders, wenn L. Agassiz recht behalten hätte mit seiner Behauptung einer brasilianischen Eiszeit. Auch hier in Rio Grande do Sul kann man nicht selten Verhältnisse beobachten, die man auf Wirkungen von Gletschern oder Eisbergen zu beziehen in Versuchung kommt, allein die vermeintlichen erratischen Blöcke sind offenbar an ihren Platz zu einer Zeit gelangt, als das angrenzende mineralogisch identische Gebirge noch höher und weniger zersetzt war. In den Campos im Süden trifft man fern von den Bergen auch niemals Felsblöcke, so wenig, wie in den Pampas Argentiniens.

Anders steht es mit einer älteren karbonen Eiszeit, über die wir durch O. Derby[1]) unterrichtet sind. In der Karbonregion des Paranágebietes trifft man nämlich der Karbonformation angehörige Schichten von Tonschiefern, welche kleinere und größere Blöcke aus verschiedenartigen Gesteinen in einer Weise eingelagert enthalten, die nur auf Transport durch Eis beziehbar ist.

Es hat bekanntlich nicht an einer großen Menge von Versuchen gefehlt, die Eiszeiten auf kosmische Momente ursächlich zurückzuführen, und ihnen eine regelmäßige Periodizität zu vindizieren, Versuche, die in den geologischen Tatsachen so wenig Halt finden, daß man sie, wie Waagen sich ausdrückt, kaum ernst nehmen kann. Waagen hat zunächst darauf hingewiesen, daß die mächtigen See- wie Süßwasserschichten des vorderindischen Gondwana - Systems, welche vom Karbon bis zum Jura reichen, in den oberkarbonen Talchirschichten in feinen Schiefertonen und Sandsteinen oft gekritzte Felsblöcke bis zu sechs Fuß Durch-

[1]) „Neues Jahrbuch für Mineralogie“ 1888, Bd. II, S. 172—76, in einem Briefe an Waagen.

messer enthalten, welche nur durch Eis können transportiert worden sein. Auch die ihnen entsprechenden Ekkaschichten Südafrikas, sowie in Ostaustralien die Stony-Creekschichten und Bachusmarsh-Schichten sind in gleicher Weise glazial. Waagen hält diese Ablagerungen mit Glazialerscheinungen für gleichaltrig und bestimmt ihr Alter als oberkarbon. „In Australien," sagt Waagen p. 183, „haben wir unzweifelhaft unterkarbone Ablagerungen, Kulmschichten als Unterlage der glazialen Bildungen; am Indus in der Salt-range haben wir Schichten unzweifelhaft permischen Alters im unmittelbar Hangenden derselben, und so bleibt uns nichts anderes übrig als die Annahme, daß sich die glazialen Vorgänge, von denen bis jetzt die Rede war, zu einer Zeit abspielten, als anderwärts die oberen Coal Measures zur Ablagerung gelangten. Die Annahme der Phytopaläontologen, daß in Australien die Pflanzen das Ausschlaggebende seien, und daß die paläozoischen Tiertypen dort bis in die mesozoische Zeit herauf fortgelebt hätten, worauf die Pflanzenreste hinwiesen, ist damit gänzlich unhaltbar geworden, und wir wissen nun ganz bestimmt, daß in Australien, Afrika und Indien eine Flora von mesozoischem Typus bereits zurzeit der Coal Measures erscheint."

In Australien folgten auf die devonischen Lepidodendronsandsteine die Schichten von Stroud, Port Stephens usw., welche unterkarbon sind, und nach Feistmantel Arten von *Calamites*, *Rhacopteris*, *Archaeopteris*, *Cyclostigma* und *Lepidodendron* enthalten. Auf sie folgen die schon erwähnten oberkarbonen Schichten mit Glazialerscheinungen, und diese enthalten schon eine wesentliche andere Flora mit Arten von *Glossopteris*, *Noeggerathiopsis*, *Annularia* usw. Waagen[1]) hat

[1]) V. Waagen, Die karbone Eiszeit, „Jahrb. d. K. K. Geol. Reichsanstalt" 1887, Bd. 37, p. 185. H. F. Blanford, Quart. Journ. Geol.

ohne Zweifel recht, wenn er das zeitliche Zusammenfallen der Glazialerscheinungen und des Auftretens einer neuen Flora in ursächlichen Zusammenhang bringt. Dieselbe Erscheinung kehrt nun in Südafrika wieder, wo die unterkarbonen Tafelbergsandsteine *Calamites-*, *Equisetum-* und *Lepidodendron*-Reste einschließen, indeß in dem darüber folgenden Karoosysteme die untersten Schichten, die glaziale Erscheinung aufweisenden Ekkaschiefer, wieder eine allerdings noch kaum studierte *Glassopteris*-Flora enthalten.

In Indien ist die älteste bekannt gewordene Flora jene der Talchirs, in welcher *Gangamopteris angustifolia* vorherrscht, eine ursprünglich aus dem Bachusmarsh-Sandstein von Australien beschriebene Form. Darüber folgen die kaum als Abteilung abzutrennenden Karhaibarischichten, worüber Feistmantel bemerkt: „Die häufigste Form ist *Gangamopteris cyclopteroides*. *Voltzia heterophylla* Brogn. ist eine charakteristische Art der europäischen unteren Trias, und ebenso haben *Albertia* und *Neuropteris* ihre nächsten Verwandten in den gleichen Schichten; alle Arten von *Gangamopteris*, *Glossopteris*, *Vertebraria* und *Noeggerathiopsis* sind nahe verwandt mit Formen aus australischen Ablagerungen."

Dieselbe Flora tritt nun auch in Cacheuta in Argentinien auf, in der Szainocha *Sphenopteris elongata* Carr. und *lobifolia Morris*, *Thinfeldia odontopteroides* Morr. und *lancifolia* Morr., sowie *Zeugophyllites elongatus* Morr. nachwies, alles australisch-indisch-afrikanische Typen. In Verbindung mit ihnen findet sich auch ein Süßwasserkrebs, *Estheria mangaliensis* Jones, der auch aus dem indischen Gondwana-Systeme (Danuda-Schichten) bekannt ist.

Soc. London, vol. 31, 1875, p. 519; ferner Waagen, Denkschr. Kais. Akademie W., 1878; sowie Waagen, Record Zool. Surv. of India 1878, sowie die beiden anderen schon zitierten Arbeiten.

Diese karbone Eiszeit fällt also auf der südlichen Halbkugel ins obere Karbon, während sie in Europa erst im Perm eintritt, dann aber auch zum Teil von neuem wieder auf die südliche Hemisphäre übergreifend. In bezug auf die geographischen Verhältnisse leitet Waagen hieraus folgende Schlüsse ab. Zunächst ergibt sich, daß die aus mesozoischen Pflanzentypen zusammengesetzte jüngere Flora auf dem großen südlichen afriko-indo-australischen Kontinent sich autochthon entwickelt hat, weil eben vor der oberkarbonen Formation nirgends mesozoische Pflanzenformen angetroffen werden, die sich dann auf dem südlichen Kontinente hätten ausbreiten können. Dagegen liegt die Annahme sehr nahe, daß die mesozoischen Floren Europas, die alle eine große typische Ähnlichkeit zeigen, als Abkömmlinge jener paläozoischen Flora zu betrachten seien, die zur Zeit der Coal Measures auf dem südlichen Kontinente zur Entwicklung gelangte.

Daß diese Kälteperiode überhaupt großen Einfluß auf das organische Leben ausübte, geht auch hervor aus paläontologischen Beobachtungen in Indien. Die Permfauna der Salt-range ist Waagen zufolge eine überaus reiche, aber auch eine mannigfach zusammengewürfelte. Der größte Teil der Fauna stammt aus dem Osten, aus China, welches schon zur Zeit der oberen Coal Measures von Amerika aus besiedelt worden war. Eine Besiedelung auf so enorme Entfernungen hin kann nur stattfinden unter besonders günstigen Umständen, unter Beihilfe von Meeresströmungen. Wahrscheinlich waren es auch diese, welche das Klima Chinas so weit milderten, daß dort die Bildung der Coal Measures ihren ungestörten Fortgang nehmen konnte, während im benachbarten Indien große Eismassen sich anhäuften. Diese Meeresströmungen erreichten zu permischer Zeit auch die indische Küste des großen südlichen Kontinentes und verursachten

dort, warmes Wasser mit sich bringend, die reiche Entwicklung des organischen Lebens im Productuslimestone. Eine andere, jedoch kleinere Zahl von Arten deutet auf Zusammenhang mit der Karbonfauna Australiens. Nach Oldham findet sich diese letztere in die Glazialablagerungen eingebettet, und sie ist daher wohl als eine Fauna des kalten Wassers aufzufassen. Diese Permfauna erscheint nun plötzlich abgeschnitten, sobald die ersten Ablagerungen der Ceratitenschichten, d. h. der unteren Trias, sich einstellen. Wie in der quartären Eiszeit, wird auch hier die eintretende Kälte zunächst wohl eine horizontale Verschiebung der Faunen zur Folge gehabt haben, welche aber durch gleichzeitige Veränderungen in der Verteilung der Festlandsmassen und der Meeresströmungen den Untergang der paläozoischen Fauna nicht hindern konnte.

Dieser Fall liegt Waagen zufolge in der Salt-range vor. Während dort zur Zeit der zweiten karbonen Kälteperiode eine warme, aus Osten kommende Strömung ein reiches Leben begünstigte, wurde diese Strömung zu Ende der Permzeit plötzlich abgelenkt und durch eine aus dem hohen Norden kommende kalte Strömung ersetzt. Daß dies der Fall war, wird durch die eingeschlossenen Versteinerungen bewiesen, indem mit den untersten Schichten der Trias sich in der Salt-range plötzlich sibirische Cephalopodentypen (*Sibirites* usw.) in großer Menge einstellen. Diese Meeresströmung bleibt nun durch die Zeit der ganzen Trias und des ganzen Jura hindurch bestehen und veranlaßt ein tiefes Herabgreifen der Grenzen der borealen Meeresprovinz gegen Süden, worauf für den Jura zuerst Neumayr hinwies.

Begleiten wir nunmehr Waagen noch in seinen Folgerungen über die karbonische Geographie. Maßgebend ist dabei zunächst die Tatsache, daß sich in Ostaustralien, Indien und Afrika mächtige Schichtensysteme befinden, welche unter-

einander viel näher übereinstimmen, als mit irgend einer Schichtenfolge, welche aus Europa oder Amerika bekannt geworden ist. Den Ausdruck „Amerika“ würde Waagen nach dem früher Bemerkten jetzt auf Nordamerika beschränken. Der größte Teil dieser Ablagerungen ist offenbar aus Niederschlägen des süßen Wassers gebildet, und es müssen riesige Seen und gewaltige Stromsysteme sich da ausgebreitet haben, wo wir heute diese Schichten vorfinden. Diese Beobachtung hat schon früher zur Annahme eines großen Kontinentes geführt, welcher in frühen geologischen Zeiträumen sich über einen großen Teil der Südhemisphäre ausbreitete, an Ausdehnung den jetzigen europäisch-asiatischen Kontinent wohl erheblich übertreffend. Leider hat Waagen sich nicht darüber ausgesprochen, in welcher Weise man sich den Zusammenhang der südamerikanischen Festlandmassen mit dem großen südlichen Kontinent vorzustellen hat. Dieser Zusammenhang kann ja entweder zwischen Afrika und Brasilien, oder zwischen La Plata und Australien antarktisch stattgefunden haben.

„Die Geschichte dieses Kontinentes,“ sagt Waagen, „scheint eine höchst eigentümliche gewesen zu sein. Statt der großen Faltenzüge, die in der Nordhemisphäre die Gebirgserhebungen zusammensetzen, und so gewissermaßen das Gerippe der Kontinentalmassen bilden, finden wir hier Tafelberge aus horizontal gelagerten Gesteinsmassen aufgebaut. Allerdings ruhen auch diese wieder auf gefalteten Gebirgsgliedern, allein es sind hauptsächlich nur archäische Gesteine, die von der Faltenbildung betroffen werden. Bereits zur devonischen Zeit sehen wir die Intensität der Faltenbildung bedeutend reduziert; große Distrikte, wie Südafrika und Indien, zeigen die devonischen Gebilde größtenteils in horizontaler Lagerung, und alles was später folgt, wird nur hier und da lokal aus seiner horizontalen Lage gerückt. Während

so die faltenbildende Tätigkeit auf diesem Teile der Erdoberfläche mehr und mehr reduziert wird, scheinen zu gleicher Zeit ungeheure Einbrüche die einst vorhanden gewesene große Ländermasse mehr und mehr der Zerstückelung zugeführt zu haben. Wir wissen aus der Verteilung der marinen Niederschläge, daß zur jurassischen Zeit der einstige Kontinent bereits in drei unabhängige Teile zerfallen war, und Afrika, Indien und Australien durch Meeresarme von einander getrennt waren; zur triassischen Zeit dagegen hing Afrika wahrscheinlich noch mit Indien zusammen, während Australien schon damals selbständig geworden war."

So verkleinerte sich der einstige Kontinent mehr und mehr, wahrscheinlich ungefähr in demselben Maße, als Europa und Asien dem Meere entstiegen. Heute existieren nur mehr geringe Bruchstücke des einstigen südlichen Kontinentes, doch lassen uns bereits diese durch die Mächtigkeit der horizontal gelagerten Süßwasserschichten auf die gewaltige Ausdehnung der Ländermassen schließen, der sie einst angehörten.

Nicht berücksichtigt hat Waagen hierbei jene pacifischen Festlandgebiete, deren Reste uns in den Sandwich-Galapagos u. a. Inseln des Stillen Ozeanes erhalten sind, und deren Untergang offenbar schon zur Jurazeit in Gang war, in einer Weise, die sich durch die geographische Verbreitung der verschiedenen in der mesozoischen oder paläozoischen Epoche zuerst auftretenden Tiergattungen teils schon jetzt erkennen läßt, teils mit der Zeit genauer noch verfolgbar werden wird. Auch bezüglich der Beziehungen Afrikas zu Indien und Südamerika sind diese Angaben unterdessen durch Neumayr mehr oder minder modifiziert worden. Das aber läßt sich aus allen diesen Beobachtungen und Folgerungen schon ableiten, daß die eigentümliche Verteilung der Festlandsmassen zur Jurazeit nicht plötzlich und unvermittelt auftritt, sondern an die paläozoische Geographie anknüpft.

3. Die geographische Entwicklung Südamerikas.

Es scheint sehr mißlich und zurzeit kaum möglich, des Genaueren die geographischen Verhältnisse Südamerikas während der paläozoischen Epoche zu rekonstruieren. Je weiter wir in der Reihe der Formationen zurückgehen, um so mehr nehmen marine Gebilde im Inneren Südamerikas überhand. Silur und Devon sind, wie wir sahen, fast überall in Südamerika reichlich entwickelt, andererseits aber gab es ohne Zweifel während der Karbonformation Festland in Südamerika, das beweisen die in Südbrasilien und Argentinien in reicher Entwicklung vorkommenden Steinkohlenflöze, die, wie wir sahen, teils der Karbonformation, teils der Trias angehören, zufolge der in ihnen eingeschlossenen Flora. Es gab also auch schon in der paläozoischen Epoche Festland in Südamerika, welches namentlich die südöstlichen Gebiete einnahm, indes die übrigen Teile Südamerikas großenteils vom Meer bedeckt waren. Dieser Zustand erhielt sich auch in der mesozoischen Epoche, wo der größte Teil Südamerikas Festland war, während die Gegend, in welcher sich später die Kordilleren erhoben, unter Meer lag.

Die Verbreitung von Meer und Festland während der Juraformation hat Neumayr in seiner Erdgeschichte in einer Karte dargestellt, die mir jedoch nur aus einer Kopie von Frech[1]) bekannt wurde. Neumayr gibt darin einen sino-australischen Kontinent an, einen nearktischen und einen brasilianisch-äthiopischen. Zentralamerika, der Norden und Westen von Südamerika und der Westen von Nordamerika sind vom Jurameer bedeckt gewesen, ebenso Feuerland, wogegen die Falklandsinseln dem Kontinente zugehörten. Letzterer sendet von Südafrika her einen Ausläufer nach Vorderindien, die große indo-malgassische Halbinsel.

[1]) F. Frech, Über die Meeresprovinzen der Vorzeit, Berlin 1889, Separatabdruck a. d. „Naturw. Wochenschrift“.

Diese Karte bietet so eminent hervorragende Züge der Übereinstimmung mit jener, die ich nach der alten Verbreitung der Süßwasserfaunen aufstellte, daß es wohl lohnt, die Differenzen, die sich vorfinden, genauer ins Auge zu fassen. Neumayr hat als Grundlage seiner Darlegungen die Verbreitung des Jurameeres benutzt. Es ist aber klar, daß innerhalb des vom Meere freigelassenen Rahmens seine Konstruktionen rein hypothetisch sind. Wenn wir nun einerseits zoogeographisch zu gleichen Anschauungen kommen, andererseits aber wesentlich andere Folgerungen sich ergeben sehen, so ist es klar, daß da, wo für die rein geologische Konstruktion der Boden unsicher wird oder ganz fehlt, die geographische Verbreitung der Tiere und Pflanzen als ein überaus wichtiges Hilfsmittel ergänzend zur Seite tritt.

Ein erster Punkt, in dem die Neumayrsche Karte unrichtig sein muß, ist die Annahme eines dem heutigen identischen, pazifischen Ozeanes schon während der Jurazeit. Zoologische und botanische Gründe zwingen uns zur Annahme, daß in der mesozoischen Epoche, vermutlich bis gegen die Kreideformation hin ein pazifischer Kontinent bestand. Die Annahme von Wallace, wonach schwimmende Bäume und Eisberge den Transport von Eidechsen, Landschnecken und selbst Süßwassertieren auf diese, anfangs jeden Tierlebens baren, ozeanischen Inseln besorgt haben sollen, steht nicht im Einklang mit den Tatsachen, wie ich an anderer Stelle nachwies. In Zusammenhang hiermit steht der zweite Irrtum. Es fehlt bei Neumayr die Brücke zwischen Neu-Seeland und Südamerika. Ob diese eine antarktische war, wie mir es wahrscheinlich, oder eine mittel- resp. südpazifische, wie Hutton annimmt, ist unentschieden. Der erste, welcher die Notwendigkeit einer solchen Brücke betonte, war der Botaniker J. Hooker. Auch Wallace nahm eine antarktische Brücke an, stellte sie sich aber als miocän vor, was, wie Hutton

mit Recht betont, unmöglich zutreffen kann, da sonst ja miocäne Vögel und Säugetiere eine breite Straße der Wanderung offen gehabt hätten.

Ein dritter mutmaßlicher Fehler von Neumayrs Karte ist es, daß auf ihr Südamerika als eine einheitliche Festlandmasse erscheint. Wie ich früher zeigte, setzt sich die südamerikanische Fauna aus drei verschiedenen Elementen zusammen, welche ebensovielen einst getrennten Gebieten entsprechen. Ich habe dieselben bezeichnet als *Archiplata, Archibrazil, Archiguiana.* Ersteres Gebiet umfaßt Südbrasilien, die La Platarepubliken, Chili und Peru. Dieses Archiplatagebiet hat eine einheitliche Fauna, und eine Anzahl Süßwasserspezies sind Südbrasilien und Chili gemeinsam. Sie haben die Hebung der Anden überdauert, nach deren annähernder Beendung der Zusammenhang mit Archibrasil erfolgte, durch den die Archiplatafauna des östlich der Anden gelegenen Teiles eine so komplette Umwandlung erfuhr. Archiguiana bietet einen sehr viel weniger ausgesprochenen Gegensatz gegen Archibrazil dar. Beide sind nur verschiedene Abteilungen einer einheitlichen Provinz, die einst mit Afrika zusammenhing. Offenbar waren diese beiden Provinzen längere Zeit durch das Amazonasmeer getrennt, dadurch ihre charakteristischen Züge entwickelnd. Es ist möglich, daß diese Trennung erst bei der Transgression des Meeres zur Kreidezeit erfolgte, und daß daher Neumayrs Karte hierin das Richtige trifft, doch wird dies davon abhängen, ob nicht im Amazonastale doch Juraversteinerungen aufgefunden werden, welche uns Brasilien und Archiguiana als zwei durch eine Amazonasbucht getrennte Halbinseln dartun würden.

Man muß sich immer erinnern, daß die geologische Erforschung Südamerikas eigentlich erst im Beginne steht. Daß im weiteren Fortschreiten dieser Forschung in dem

ganzen von Neumayr als einheitlich aufgefaßtem Gebiete keinerlei Anzeichen des Jurameeres mehr gefunden werden sollten, ist kaum glaublich. Es ist namentlich klar, daß die tiefgehende Trennung der beiden großen zoologischen Regionen Südamerikas, von Archiplata einerseits, Brasilien und Archiguiana andererseits, in die Jurazeit zurückreicht, und in der jurassischen Geographie ihre Ursachen hat. Auf eine solche, den Geologen entgangene Notiz bin ich schon gestoßen. R. Avé-Lallement gibt in seiner „Reise in Brasilien" I, p. 308, an, am Rio Piratinim, einem Nebenfluß des Uruguay, auf Gebiet von Rio Grande do Sul, Belemniten gefunden zu haben. Sollte hier die alte Trennungslinie zwischen Archiplata und Archibrazil gelegen haben? Wahrscheinlich sind auch im östlichen Südamerika Juraschichten in größerer Ausdehnung vorhanden gewesen, aber zerstört worden. Bei Porto Alegre und São Lourenço, im Süden von Rio Grande do Sul, ruht das Alluvium unmittelbar auf dem Granit auf. Auch Burmeister[1]) berichtet von 200 m tiefen Bohrungen bei Buenos Aires, aus denen sich ergab, daß das Tertiär unmittelbar auf den metamorphischen Gesteinen der azoischen Formation aufruht.

Andererseits wäre es auch möglich, daß die Trennungslinie im Süden von Buenos Aires läge, und daß zur Jurazeit Archiplata auf mehr südliche Gegenden beschränkt war. Die Malwinen oder Falklandsinseln sind jedenfalls erst relatif spät in der Tertiärzeit von Patagonien abgegliedert worden, darauf weisen schon die daselbst vorkommenden canis-Arten hin. Auch Chili muß weiter nach Westen gereicht haben, da offenbar Chiloë lange mit Chili zusammenhing, mit dem es die identische Süßwasserfauna teilt. Jedenfalls muß nach dem Rückzuge des Jurameeres aus der Gegend der chile-

---

[1]) Desc. phys. Arg. Geologie, p. 154.

nischen Anden eine einheitliche, faunistische Region sich über Chili und Argentinien ausgebreitet haben, welche uns die noch heute nachweisbaren Verwandtschaftsbeziehungen erklärt. Offenbar ist die Festlandbildung in der Andengegend im Süden eher in Gang gekommen, als im Norden, weshalb marine Kreidebildungen auch von Bolivia und Peru bis über Ecuador hinaus bis Zentralamerika eine große Rolle spielen. Die Tierwelt des Süßwassers trägt daher westlich der Anden in der Archiplataregion einen ganz anderen Charakter als in Ecuador und Columbien. Bei Lima trifft man noch dieselbe Süßwasserfauna wie in Chili. *Chilina*, *Unio* aus der Gruppe des chilenischen *auratus*, falls nicht damit identisch, und mancherlei kosmopolitische Genera sind in Arten der Archiplatafauna vertreten, aber es fehlen, wie in Chili, alle *Glabaris* - Arten (*Anodonta* - ähnlich) und andere Muteliden, ebenso wie *Ampullaria*. In Ecuador aber bewohnen zwei *Ampullaria*-Arten auch die Flüsse der Westküste, während *Unioniden* da noch nicht gesammelt wurden. Die Fische bestätigen diese Auffassung. Während in Chili nur sehr wenige Gattungen von Süßwasserfischen vertreten sind, meist *Siluriden*, aber die speziell charakteristischen Familien der *Characiniden* und *Chromiden* fehlen, sind diese in den Gewässern des westlichen Ecuador vertreten, zum Teil auch noch im nördlichsten Peru. Auch die beiden Sumpfschildkröten Ecuadors, zwei *Clemmys* - Arten, leben östlich, wie westlich der Anden, während im Archiplatagebiet westlich der Anden keine Schildkröten vorkommen. Die Landtiere sind natürlich nicht an die engen Grenzen gebunden, wie die Süßwassertiere, trotzdem lassen auch sie zum Teil ähnliche Beziehungen erkennen. Unter den *Iguaniden*, einer sehr alten, zumal in Südamerika, aber auch in Madagaskar wie auf den Gallapagos, Viti- und Freundschaftsinseln, vertretenen Familie, existieren viele Formen, die von Venezuela und Ecuador bis

auf die Antillen sich verbreiten, indes die Gattungen *Liolaemus, Saccodeira* und *Urostrophus* genau auf das Archiplatagebiet beschränkt sind, im Westen auf Chili und Peru, im Osten auf Patagonien, Argentinien, Uruguay und Rio Grande do Sul. Wenn bis jetzt Geographen und Geologen die südamerikanischen Anden als einheitliches System ansehen, so ist das offenbar verkehrt. Die tiergeographischen Tatsachen enthalten daher einen Wink zur Prüfung der Zusammensetzung und Entstehung der Anden.

Wir haben daher mit der Tatsache zu rechnen, daß die afrikanisch-indischen Beziehungen der südamerikanischen Tier- und Pflanzenwelt sich nur auf Archibrazil und Archiguiana beziehen, während Archiplata mesozoisch mit Australien und Neu-Seeland zusammenhing. Diese uralte Trennung zwischen Archiplata und dem Rest von Südamerika erhielt sich wenigstens für die Süßwasserfauna sehr lange. In den älteren tertiären Schichten von La Plata oder in Patagonien kommen aber die Konchyliengattungen der Archiplata in den Süßwasserablagerungen vor, Ampullarien und Glabaris erscheinen erst pliocän und zwar mit Arten, die sich durch den Rio Paraguay nach dem Amazonas verfolgen lassen. Dies wäre nicht zu verstehen, wenn nicht die Ebene des Rio Paraguay in gleicher Weise, wie jene des Amazonas während des größeren Teiles der tertiären Formation vom Meere bedeckt gewesen wäre. Miocän existierte bei Paraná ein großer Golf des offenbar weit ins Innere des Kontinentes eindringenden Meeres, in dessen Ablagerungen auch Säugetiere der patagonischen Formation angetroffen werden. Die nächst tiefere, größere Formation des Tertiäres, die guaranische reicht als versteinerungslose Bildung weit über die östlichen und nördlichen Teile Argentiniens. Bei Buenos Aires trifft man in einer Tiefe von 92 m auf die patagonische, in einer Tiefe von 112 m auf die guaranische Formation, die bis zur Tiefe

von 290 m verhält. Burmeister schließt aus diesen Tatsachen (l. c. S. 224), daß bei Ablagerung der patagonischen Formation ein Meeresarm Corrientes und Südbrasilien von den zum Teil inselförmig entwickelten Festlandspartien der Pampasgegend trennte. Er weist ferner darauf hin, daß Kreidemassen, vermutlich cretaceischen Alters in der Serra zwischen Cordoba und S. Luis gefunden wurden, und daß man in Patagonien im Rio Negro und im Rio Chubut Ammoniten des Oolith findet.

So unvollkommen alle diese sparsamen Tatsachen uns auch über die ältere Geographie des La Plata aufklären, so statuieren sie doch nicht im mindesten einen Gegensatz zwischen den zoogeographischen und geologischen Tatsachen, lassen vielmehr erwarten, daß bei Zunahme der geologischen Aufschließung des Paraguaytales und Argentiniens sich herausstellen wird, in welcher Weise die Abgrenzung von Archiplata und Archibrazil beschaffen war. Diese Abgrenzung bestand für die Süßwasserfauna auch noch während des größten Teiles der Tertiärepoche, für die Landtiere jedenfalls nicht so lange, da die sich hebenden Anden wohl schon zu einer Zeit, da Brasilien noch Insel war, eine schmale Brücke nach dem Norden schlugen.

Von ganz besonderer Bedeutung sind für die Weiterverfolgung dieser Fragen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Säugetiere. In der mesozoischen Epoche gab es aber Beuteltiere, aus denen sich vermutlich in der Kreideformation die ersten placentalen Säugetiere entwickelten. Die mesozoische Geographie nun läßt uns in der Hauptsache zwei große kontinentale Massen erkennen, eine europäisch-asiatische, die mit Nordamerika und Australien zusammenhing, und eine brasilianisch-afrikanische. Es ist aber bemerkenswert, daß, soweit mir wenigstens bekannt, cretaceische und eocäne Säugetiere weder aus Afrika,

noch aus Brasilien bekannt wurden, während man sie aus fast allen Teilen der ersteren großen Kontinentalmasse kennt. Auf ihr wird daher der Beginn der Entwicklung placentaler Säugetiere zu suchen sein. Auch als zu Ende der Kreideformation oder vielleicht erst eocän die Brücke zwischen Afrika und Südamerika sank, mußten die inselförmig isolierten Gebiete von Archibrazil und Archiguiana zunächst für die Entwicklung des Säugetierlebens bedeutungslos bleiben. Es bleiben dann aber zwei Wege offen, auf denen die Einwanderung von Säugetieren nach Archiplata erfolgen konnte: entweder über die Anden von Nordamerika her, oder von Australien aus.

Würden etwa eocäne Säugetiere in Brasilien und Afrika entdeckt, so würde die Annahme einer Einwanderung von Afrika aus nach Südamerika nötig werden, für die bis jetzt keinerlei Tatsachen angeführt werden können. In bezug auf den etwaigen Weg von Nordamerika her besteht eine in der „Revista Argentina“ enthaltene Kontroverse zwischen Ameghino und mir. Der argentinische Gelehrte gibt zu, daß mesozoisch und tertiär bis zum Ende des Miocän beide Amerika getrennt waren, meint jedoch, ohne die Annahme einer eocänen Landverbindung nicht auskommen zu können, angesichts der Ähnlichkeit der Säugetiere des argentinischen und nordamerikanischen Eocäns. Andererseits gibt Ameghino die Richtigkeit meiner Argumentation zu, daß nämlich die zu *Didelphys* führenden *Peratherien* und die zu den *Therydomyden* des europäischen Eocäns führenden hystricomorphen Nager Argentiniens in Nordamerika gar nicht oder erst später auftraten. Es scheint mir kein zwingender Grund für eine solche Annahme vorhanden, wohl aber sprechen ernste Bedenken dagegen. Wie wir oben sahen, war in der Kreidezeit Mittelamerika, sowie ein großer Teil des nördlichen Südamerika, ebenso wie Texas und Mexico, vom Meere bedeckt. Dieses

8*

zentralamerikanische Meer muß nun tertiär immer mehr zurückgewichen sein und das lehrt auch die Erfahrung. Heilprin [1]) hat eine in dieser Hinsicht überaus instruktive Karte veröffentlicht. Die eocänen marinen Schichten gehen wie ein zusammenhängender Gürtel von Texas aus, längs des Mississippi einen tiefen Golf bildend, quer durch Georgia, Florida usw. hindurch. Nahezu parallel schieben sich daran die oligocänen, miocänen usw. Schichtengürtel. Die Karte erläutert somit sprechend das langsame Wachstum Nordamerikas gen Süden hin, bietet aber keinerlei Handhabe dar für die Hypothese, daß eocän plötzlich und vorübergehend eine große Zunahme des Festlandes erfolgt wäre, vielmehr zeigt diese Karte, sowie auch der Text, uns das nordamerikanische Eocän ganz an die noch weiter landeinwärts folgenden Kreideschichten anknüpfend, nur als ein Glied in der Kette jener Vorgänge, durch welche die Küste Nordamerikas sukzessive mehr gegen Osten und Süden ausgedehnt wurde. Im Gegensatz zu der einen rezenten Ursprung Floridas vertretenden Meinung von L. Agassiz ergibt sich aus Heilprins und E. A. Smiths Untersuchungen, daß ein großer Teil von Florida schon miocän als Festland existierte, da das Alter der den größten Teil der Halbinsel bildenden Schichten oligocän ist.

Wenn somit beide Amerika eocän ebenso getrennt waren, wie mesozoisch und miocän, so kann die ältere Säugetierfauna Argentiniens nicht über Nordamerika eingewandert sein. Wie mir scheint, weisen gerade Ameghinos neueste Untersuchungen uns auf die Richtung hin, aus der die Einwanderung erfolgte. Zu den bemerkenswertesten, neuerdings von Ameghino im patagonischen Eocän gemachten Funde

[1]) A. Heilprin, Contributions to the Tertiary Geology and Paleontology of the United States, Philadelphia 1884, „Journ. Ac. Nat. Sc.“ II. vol. IX. pl. IV.

gehört der Nachweis der neuen Genera *Protylacinus, Perathereutes* u. a., Raubtiere, welche zu den *Dasyura* gehören, den gegenwärtig aus Australien beschränkten Beutelmardern. Es wird also entweder die Brücke zwischen Australien und Archiplata doch bis ins Eocän erhalten geblieben oder die Einwanderung schon in der Kreideformation erfolgt sein. Die Antwort auf diese Frage wird wohl von den eocänen Süßwasserschichten Australiens erwartet werden müssen. Die Wallacesche Idee, daß Australien keine eigenen plazentalen Säugetiere besitze, und daß es infolge frühzeitiger Isolierung die mesozoische Fauna unverändert sich erhalten habe, wies ich schon früher zurück. Volle Aufklärung kann uns erst werden, wenn auch in Australien das ältere Tertiär reiche Ausbeute an Säugetieren geliefert haben wird. Leider ist gerade über die älteren fossilen Säugetiere der australischen Region verhältnismäßig wenig bekannt. Moreno[1]) gibt an, daß auf den Salomons-Inseln Beinknochen eines großen Säugetieres entdeckt worden seien, ähnlich jenen des Mammut, sodann ein Backzahn des Mastodon und Reste des Dronte, der großen erloschenen Vogelgattung von Bourbon. In Neu-Kaledonien habe Filhol die Knochen eines großen, fossilen Pachydermen entdeckt. Jedenfalls blieben Neu-Guinea und Australien mit Asien lange genug verbunden, um Schweine, Mäuse und Hunde einwandern zu lassen, die noch heute durch eigentümliche Arten daselbst vertreten sind.

So ist es klar, daß unsere Kenntnis der alten Geographie Südamerikas für die Zeit von Kreide und Eocän wesentlich von der Kenntnis der fossilen Säugetiere abhängt. Zurzeit können wir aber sagen, daß mesozoisch und in der ersten Hälfte des Tertiäres beide Amerika getrennt waren, daß

[1]) Fr. P. Moreno, El origin del hombre sudamericano, Buenos Aires 1882, p. 22.

somit die ältere Einwanderung entweder über Afrika nach Guiana und Brasilien oder von Australien nach Archiplata erfolgte. Für jene Annahme kann beim Mangel irgend welcher eocäner und oligocäner Knochen im Gebiete von Archiguiana und Brasilien kein Anhalt gewonnen werden; indeß offenbar nähere Beziehungen bestanden zwischen der ältesten tertiären Säugetierfauna von Archiplata und Australien, welche uns einen Austausch der beiderseitigen Faunen bis ins Eocän wahrscheinlich machen.

Wenden wir uns nun der Betrachtung der in Südamerika selbst während der tertiären Epoche erfolgten Veränderungen zu. Die Anden haben nicht nur jurassische, sondern vielfach auch cretaceische marine Schichten emporgehoben, so daß ihre bis in die neueste Zeit fortgesetzte Erhebung offenbar erst tertiär erfolgte. Es besteht aber darin ein Gegensatz zwischen Archiplata und Archiguiana. In ersterem Gebiete hat die Landbildung eher begonnen, als im Norden, wo das Kreidemeer noch einen großen Teil von Bolivia, Nordperu und Ecuador bedeckte, indeß im Süden, also im Archiplatagebiete, die marinen Gebilde der Kreide sehr zurücktreten. Es ist also in der Richtung der Anden, von Süden gen Norden hin, das Land der Archiplataregion während der Kreideformation späterhin als ein anfangs schmaler Streifen Landes aufgestiegen, der sukzessive breiter wurde. Dieser Streifen Landes aber war nur die Verlängerung des bereits in der mesozoischen Epoche bestehenden Archiplatagebietes, dessen südlichste antarktische Gebiete wohl erst spät in der Tertiärepoche versanken, wogegen allerdings die Brücke zwischen Archiplata und Australien die Eocänformation nicht überdauert zu haben scheint. Die Abtrennung der Falklandinseln vom Archiplatagebiete erfolgte erst, als es in demselben bereits *Canis*-Arten gab, deren eine auf jener Inselgruppe sich erhielt.

Das relativ späte Verschwinden der antarktischen Landmassen von Archiplata gibt sich auch heute noch kund in dem Gegensatze der Küstenkonchylien von Chili und Patagonien, ein Gegensatz, der um so auffallender ist, als aus der Zeit der Landverbindung zwischen Brasilien und Afrika sich eine große Anzahl von beiden Küstengebieten identischen Arten von Mollusken und anderen Seetieren erhalten hat. Und dieser Gegensatz der Mollusken an der östlichen und westlichen Küste Südamerikas ist ein sehr alter, schon im älteren Tertiär entwickelter. D'Orbigny und Philippi haben gleichermaßen beobachtet, daß die marinen Konchylien der Tertiärschichten östlich und westlich der Anden verschiedenen Arten angehören. Noch wenig beachtet sind die Beziehungen dieser marinen Faunen zu jenen von Neu-Seeland und Australien, ein Gegenstand, zu dem viel zu bemerken wäre. So findet sich in Argentinien in der patagonischen Formation unter anderem *Struthiolaria ornata Sow.* als Repräsentant einer im übrigen nur in Neu-Seeland vorkommenden Gattung, auch Vertreter von *Crassatella.*

Während somit im Süden die alte antarktische Landmasse versank, muß bald die Verbindung mit Kolumbien infolge der fortschreitenden Hebung der Anden zustande gekommen sein. Am längsten scheint Brasilien als Insel isoliert geblieben zu sein, da einerseits im Amazonastale noch lange marine und Brackwassermollusken sich erhielten, andererseits erst pliocän die Binnengewässer des Amazonas- und La Platagebietes in jenen Zusammenhang traten, welcher die Einwanderung der brasilianischen Süßwassermollusken nach Argentinien gestattete.

Sehr wesentliche Änderungen erlitt unterdessen der äußerste Norden Südamerikas. Zahlreiche Land- und Süßwassermollusken Venezuelas finden sich auch auf den An-

tillen, ja selbst Vertreter der Pampassäugetiere oder ihnen nahestehende Arten gelangten nach Kuba und anderen Inseln Westindiens, wohin sie eben nur über eine alte Landbrücke kommen konnten. Diese Brücke muß breit und reichlich bewässert gewesen sein, denn *Unio scamnatus* Morrel. von Kuba, der einzige Vertreter der Gattung *Unio* in Westindien, soweit bis jetzt bekannt, lebt auch in den Gewässern von Honduras. Die heutige Landbrücke zwischen Nord-, Süd- und Zentralamerika, der Isthmus von Panama, ist höchstens pliocänen Alters, vermutlich erst am Ende jener Formation entstanden oder noch später. Wir haben daher in tiergeographischer Hinsicht mit zwei Brücken zu rechnen, der älteren über die Antillen, und der jüngeren von Panama. Andere als pliocäne Säugetiere sind bis jetzt von den Antillen nicht bekannt geworden. Dies, in Verbindung mit der mächtigen Entwicklung, welche überall auf den Antillen die marinen, miocänen Schichten einnehmen, zeigt uns, daß bis zur Miocänzeit es nicht, oder nur in geringer Entwicklung Land in Westindien gab, das erst pliocän in eine nur kurze Zeit anhaltende Verbindung mit dem Norden Südamerikas trat. Auch Florida dürfte in jener Zeit einen Teil seiner westindischen Tiere durch Zusammenhang mit den Antillen erhalten haben. Wie tiefgreifende Veränderungen hat in relativ so kurzer Zeit die Geographie der Antillen erlitten, wie bedeutende Senkungen sind da erfolgt, denn das Meer zwischen Yucatan, Honduras und Cuba hat Tiefen von mehr als 1000 Faden! Können so gewaltige Veränderungen in relativ so kurzer Zeit sich vollziehen, wie soll da nicht in sehr viel längeren Zeiträumen, seit dem Eocän oder vielleicht selbst seit der Kreide, eine sehr viel bedeutendere Senkung zwischen Afrika und Brasilien begreiflich werden. Die jurassische Geographie erklärt, die Übereinstimmung der Küstenkonchylien nicht, denn es befinden sich viele Gattungen

darunter, die erst in der Kreide oder eocän erscheinen. Interessant ist hierin die Verbreitung von *Nerita ascensionis*, welche nach E. Smith in Guinea, St. Helena, Ascension und auf den beiden brasilianischen Inseln Trinidad und Fernando Noronha gesammelt wurde.

Es ist, wie man sieht, schon ein ziemlich anschauliches Bild, das wir gegenwärtig von der alten Geographie Südamerikas uns entwerfen können. Vermutlich werden andere auf Grund ihrer Spezialkenntnisse und reichlicherer Literatur dasselbe wesentlich ergänzen können. Eine besonders wichtige Frage ist die Bestimmung des Zeitpunktes, bis zu welchem eine zusammenhängende Landverbindung Afrikas mit Brasilien und Archiplata mit Australien und Neu-Seeland verknüpfte, endlich bleiben auch die oben erwähnten spät tertiären Beziehungen zwischen beiden Amerika bezüglich des Zeitpunktes des Eintrittes und der Dauer noch genauer zu ermitteln. Sind somit auch noch im einzelnen viele wichtige Fragen zu lösen, so zeigt sich doch im ganzen zwischen den neueren Ergebnissen tiergeographischer Forschung und jenen der geologischen Studien über die alte Geographie des Erdballes eine so bemerkenswerte Übereinstimmung, daß offenbar die Rekonstruktion der mesozoischen und tertiären Geographie Südamerikas, wie sie hier skizziert wurde, in ihren wesentlichsten, allgemeinen Zügen einen hohen Grad innerer Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen kann.

Es wäre gewiß sehr lehrreich, wenn in ähnlicher Weise auch für andere Erdteile, unter möglichster Scheidung des Tatsächlichen und Hypothetischen, die Paläogeographie uns vorgeführt würde.

Achtes Kapitel.

Die Unioniden Südamerikas.

A. Revision der von Spix in Brasilien gesammelten Najaden.

(Archiv für Naturgeschichte 1890, p. 123—125.)

Das besondere Interesse, welches sich mir an das Studium der südamerikanischen Najaden zu knüpfen scheint, liegt vor allem in der geographischen Verbreitung. In großen Zügen läßt sich darüber etwa folgendes sagen. Südamerika hat mehr eigenartige charakteristische Najaden-Gattungen, als alle übrigen Teile der Erde zusammen genommen. Die Gattungen *Aplodon, Mycetopus, Columba, Hyria, Plagiodon* und *Castilia*, sowie die fragliche *Byssanodonta* sind auf Südamerika beschränkt, während Afrika nur zwei ihm eigene Gattungen besitzt, *Iridina* und *Spatha*, und Siam, China, Sibirien usw. die Gattungen *Solenaia* und *Dipsas*. Einige wenige von scheinbar hiermit widerstreitenden Daten habe ich im folgenden richtig gestellt. Von diesen Gattungen ist *Plagiodon* auf den La Plata beschränkt, ebenso *Byssanodonta*, soweit wir bisher wenigstens wissen, denn *Plagiodon rotundatus Mss.* ist ein echter *Aplodon*. Die letztere Gattung unterscheidet sich durch leichtes Klaffen der Schale, sowie die Form der Ligamentalbucht und breiten perlmutterlosen Saum von der nahestehenden in Europa und Asien bis Java angetroffenen Gattung *Microcondylaea*, von der man sie bisher nicht richtig zu scheiden wußte. Die Gattung *Columba* kennen wir aus Brasilien und dem La Plategebiete, ob sie auch im Stromgebiete des Amazonas vorkommt, ist angesichts der von Spix begangenen Verwechslung noch nicht sicher zu sagen, wenn auch wahrscheinlich. Die Gattungen *Castalia, Mycetopus* und *Aplodon* gehen vom Amazonas bis zum La Plata durch, aber *Hyria* ist auf den Amazonas und Guiana beschränkt. Westlich der Anden gibt es nur die Gattung *Unio*.

Wie erklären sich nun diese eigenartigen Verbreitungsverhältnisse? Daß eine Reihe von Gattungen, ja selbst Arten, wie z. B. *Castalia ambigua, Anodonta trapezialis, Anodonta trigona* u. a. vom La Plata bis zum Amazonas durchgehen, findet seine Erklärung wohl leicht in den hydrographischen Verhältnissen der Bolivianischen Tiefebene, wo zurzeit des höchsten Wasserstandes ein enormer Süßwasserozean zwischen Bolivia und Brasilien sich ausbreitet. Da diese Gegenden der Wasserscheide zwischen Amazonas und La Plata angehören, muß ein Zusammenhang beider Stromsysteme hier wohl leicht stattfinden können. Leider habe ich vergebens mich bisher bemüht, hierüber genauere Aufklärungen zu erlangen. Auch bezüglich der Fische ist man neuerdings in Argentinien darauf aufmerksam geworden, daß argentinische Arten bis in die südöstlichen Zuflüsse des Amazonas durchgehen. Es ist namentlich Holmberg, von dem wir weitere bezügliche Mitteilungen werden zu erwarten haben.

Der Zusammenhang der Gewässer beider Stromsysteme, der mir auch noch für unsere Tage als zeitweilig existierend wahrscheinlich ist, muß jedenfalls zur Tertiärzeit ein sehr viel ergiebigerer gewesen sein, ja selbst noch im Beginne unserer gegenwärtigen Epoche reichte das Meer weiter landeinwärts, wie d'Orbigny, Darwin und Burmeister von La Plata, ich von Rio Grande do Sul nachwies. Konchylien, welche von den rezenten der Rio Grande-Meeresküste nicht verschieden sind, fand ich an der Lagoa merim und im Camaquamstrome, an dessen Mündung in die Lagoa dos patos. Die großen Seen der Lagoa dos patos und Lagoa merim sind also zur Diluvialzeit, vermutlich auch noch länger Meeresbuchten gewesen, welche durch Hebung der Küste Binnenseen wurden. Es hat aber auch am Amazonas und am La Plata nur geringer Hebungen bedurft, um aus Meeres-

buchten Strombetten hervorgehen zu lassen. Nach Agassiz hat der Amazonas von Tabatinga bis zur Mündung in einer Ausdehnung von 2000 Meilen kaum 200 Fuß Fall, und die mit der bolivianischen zusammenhängende Tiefebene von Matto Grosso hat nur eine Erhebung von 150 m über dem Meeresspiegel. Daß die Hebung seit der Tertiärzeit aber eine sehr viel bedeutendere gewesen ist, beweisen u. a. auch die Forschungen von L. Agassiz, welcher die tertiären Sandsteine des Amazonasbecken bis zu einer Höhe von 800 Fuß an den Hügelketten hinauf verfolgte. Eine viel geringere Erhebung schon würde genügen, um Brasilien in eine Insel umzuwandeln, Venezuela und Guiana in eine andere. Es ist daher der amerikanische Kontinent am Ende der Tertiärzeit aus 3 Gebirgsstöcken resp. Hochplateaus zusammen getreten, den Anden, Brasilien und Guiana. Nur wer sich diese Verhältnisse vergegenwärtigt, wird die geographische Verbreitung der Tierwelt Südamerikas verstehen oder doch mit Erfolg studieren können.

Die Hebung der Anden fällt bekanntlich in den Beginn der Tertiärzeit. Nach ihrer Erhebung war der Verbreitung von Süßwasserschnecken und -muscheln aus dem östlichen Südamerika nach Chili ein Riegel vorgeschoben, und die Fauna des westlich der Anden gelegenen Chili und Peru repräsentiert uns zugleich die alttertiäre Süßwassertierwelt. Von Najaden trifft man in Chili nur die Gattung *Unio*, welche auch auf der Insel Chiloë in ganz übereinstimmenden Arten sich findet. Das nähere Verhältnis freilich, in dem die chilenische Fauna zur argentinischen und jener von Rio Grande do Sul steht, bedarf noch der Erklärung. Ich erinnere hier nur daran, daß außer *Chilina* auch die Crustaceengattung resp. Spezies *Aeglea laevis* der Provinz Rio Grande mit Chili gemein ist, die bisher noch nicht von Argentinien bekannt wurde, aber wohl sicher auch da sich findet.

Es sind mithin die Najaden des La Platagebietes im wesentlichen erst nach Hebung der Anden eingewandert und es wird Aufgabe der Zukunft sein, die Wege zu verfolgen, welche dabei eingeschlagen wurden und zu ermitteln, welche Gruppen von Arten und welche Gattungen den einzelnen Gebieten eigen waren. Für Chili kommt, wie bemerkt, dabei nur die Gattung *Unio* in Betracht. Für Guiana wird die Gattung *Hyria* reklamiert werden müssen, welche sich in Bolivia und den südöstlichen Zuflüssen des Amazonas nicht vorfindet und offenbar erst von Guiana und dem Orinoco aus in den Amazonas eingedrungen ist. Für weitere Scheidung werden aber erst Aufschlüsse über tertiäre Süßwasserablagerungen abzuwarten sein. Als eine speziell brasilianische resp. dem Stromsysteme des Rio S. Francisco angehörende Formengruppe sehe ich *Unio multistriatus* und die nahestehenden Arten an.

B. Anodonta und Glabaris.

(Zoologischer Anzeiger, Nr. 380 und 381, 1891.)

Bei den Muscheln finden wir ausgeprägter als bei den meisten anderen Gruppen der Mollusken die Erscheinung, daß derselbe phylogenetische Prozeß in den verschiedenen systematischen Abteilungen sich wiederholt, zum Ausdrucke gebracht. Ich habe einen ganzen Winter dem Studium der Tiere der Muscheln an dem reichen Materiale der Kopenhagener Sammlung gewidmet, und trotz vieler neuer und unpublizierter Beobachtungen die begonnene Arbeit abgebrochen, weil mich die Unmöglichkeit zur Verzweiflung brachte, aus identischen anatomischen Befunden auf natürliche Verwandtschaft zu schließen. Das Wesentlichste, was ich darüber publizierte, hat sich durchweg als richtig erwiesen, so die Darstellung des Verhaltens der Genitalorgane zu den Nieren, die Modifikationen, welche das Gehörorgan erleidet und vor

allem der Bau der Kiemen. Pelseneer, dessen Arbeit[1]) ohne Zweifel die wertvollste seit langem über diese Gruppe publizierte darstellt, schließt sich ganz meiner die Nuculidenkieme zum Ausgangspunkt nehmenden Darstellung an[2]), und hat durch eine ganze Reihe interessanter neuer Funde diese phylogenetische Anschauungsweise wohl ziemlich sicher begründet. Wo wir nicht einer Meinung sind, dreht es sich mehr um Konvenienzfragen, als um sachliche Differenzen. So will Pelseneer die beiden primären Kiemenblätter der Nuculiden nur als eine Kieme gelten lassen, ich kann dies mit Rücksicht auf das, was aus diesen beiden Blättern hervorgeht, nicht richtig finden. Praktisch mag es gleichgültig erscheinen, ob wir von einer aus zwei Hälften bestehenden oder aus zwei an der Basis zusammenstehenden Kiemenblättern reden, allein die Verhältnisse der Nuculiden sind nicht die allein zu berücksichtigenden. Die von Fischer mit Glück in der Systematik verwendete Tatsache, daß bald eine, bald zwei Kiemen jederseits vorhanden sind, wird für die Systematik stets bedeutungsvoll bleiben. Will man nun von einer Kieme jederseits reden, die dann bei voller Ausbildung aus zwei je aus zwei Blättern zusammengesetzten Blättern besteht, so ist Konfusion in diesen Halb- oder Viertel-Kiemen sicher. Die Systematik ist daher in vollem Rechte, wenn sie von Tetra- und Dibranchiaten im Sinne Fischers redet, wie wohl selbstverständlich Fischers Darstellung nach den von mir und Pelseneer gemachten Darlegungen zu ergänzen ist. Sachlich stimmt Pelseneer darin mit mir überein, daß die primären Blätter der Tetrabranchiaten den beiden einzigen der Nuculiden entsprechen, dagegen

[1]) P. Pelseneer, Contrib. à l'étude des Lamellibranches. Archives de Biologie. Tom. XI, 1891, p. 147—312. Pl. 6—23.

[2]) H. v. Ihering, Zur Morphologie der Niere der sogenannten Mollusken. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 29. Bd. 1877. p. 610 ff.

hat Pelseneer wie ich glaube nicht gut daran getan, meine Einteilung in primäre und sekundäre Blätter nicht anzunehmen. Wenn, wie wir übereinstimmend annehmen, das innere Blatt der äußeren Kieme der Tetrabranchiaten nicht dem inneren sondern dem äußeren Blatte der inneren Kieme entspricht, so kann die durch die vergleichende Anatomie gegebene Trennung der Blätter in primäre und sekundäre zu leichter Orientierung führen. Alle Tatsachen lassen sich auf diese Weise nicht nur leicht verstehen, sondern auch ausdrücken, so z. B. wenn wir bei *Lucina* nur die innere aus einem primären und einem sekundären Blatte bestehende Kieme antreffen, oder das sekundäre Blatt der äußeren Kieme bei den Veneriden u. a. sich in einen Appendix verlängern sehen.

Ob es Zufall ist oder in meiner Betrachtungsweise der Mollusken liegt, daß gerade mir immer die Wiederholung identischer Entwicklungsprozesse in verschiedenen Gruppen der Mollusken aufstößt, muß die Zukunft lehren. Bis jetzt scheint mir nur ein Forscher, Simroth, diesen verwirrenden Entwicklungs-Kongruenzen die volle Beachtung geschenkt zu haben, die sie verdienen. Und doch kommt der, welcher ohne weiteres aus anatomischer Übereinstimmung auf systematische Verwandtschaft schließt, stets in Gefahr, zu irren. Einen derartigen, gegenwärtig allgemein angenommenen Irrtum, sollen die folgenden Mitteilungen beseitigen.

Man pflegt nach dem Vorgange der Gebrüder Adams die Najaden in zwei Familien oder Unterfamilien zu trennen: Unioniden mit am unteren Umfange offener Branchialöffnung und Muteliden, bei denen diese Öffnung durch Verwachsung der Mantelränder geschlossen ist, eventuell auch diese Siphonalöffnungen zu Siphonen entwickelt sind. Die späteren Autoren, zumal Clessin und Pelseneer stimmen dieser Einteilung zu, nur Lea hat, im Gegensatze zu dem was Pelseneer

darüber meint, eine völlig andere Gruppierung. Er reißt z. B. nicht *Leila* von den südamerikanischen Anodonten los, obwohl die erstere Siphonen besitzt, letztere aber offene Branchialöffnung, was Lea bereits bekannt war, ebenso wenig trennt er *Castalia* und *Hyria* von *Unio*. Trotzdem hat sein Genus *Platiris*, für *Iridina*, *Spatha*, *Mycetopus* errichtet, nie Eingang in die Systematik gefunden, weil es lediglich auf untergeordnete Schalencharaktere gegründet war. Wer nun die Arten von *Leila* konchyliologisch untersucht, wird sich der Erkenntnis nicht verschließen können, daß sie mit keiner Gruppe des Systems so nahe Beziehungen darbieten als mit den südamerikanischen Anodonten, mit denen sie den Aufenthalt teilen. Nachdem ich bereits in Kopenhagen die Überzeugung gewonnen, daß es zur Verwachsung der Mantelränder und Bildung von Siphonen in den verschiedensten Familien unabhängig von einander kommen könne, wurden auch Zweifel in mir rege, daß der Eintritt oder das Ausbleiben der Verwachsung der Mantelränder von so hoher Bedeutung sein sollte, um eine scheinbar so unnatürliche Durcheinanderwürfelung der Gattungen zu rechtfertigen. Die Beobachtungen, welche ich unterdessen in Südamerika angestellt, ergaben die Begründung dieser Bedenken.

Die auf Südamerika beschränkte Gattung *Castalia* ist gekennzeichnet 1. durch vertikal gekerbte Seitenlamellen, 2. durch geschlossene Siphonalöffnung.[1]) Es scheint mir möglich, daß hierzu sich gesellen kann 3. die radiäre Skulptur der Wirbel, doch kann erst die Zukunft über die angeblich glatten Castalien und deren Tiere Entscheidung bringen. Im Gegensatz hierzu hat das Tier von *Unio* die Branchialöffnung hinten offen und an der Schale fehlt die vertikale Furchung der Seitenlamellen. Eine Furchung findet sich zwar auch

[1]) Mehrere Exemplare von *Castalia quadrilatera* d'Orb. aus dem Rio Paraguay, die ich untersuchte, zeigten dieses typische Verhalten.

an den Seitenlamellen von Unionen, zumal südamerikanischer, sehr häufig, aber sie ist mehr rückgebildet und steht nicht vertikal sondern schräg. Bei einer besonders hierauf gerichteten Durchmusterung zahlreicher Unionen wird man wohl manche auch vertikal krenulierte Seitenlamelle finden. Ein Fall dieser Art, den chinesischen *Unio plumbeus* Chemn. betreffend, hat eine gewisse Berühmtheit erlangt, weil Neumayr sich dadurch verleiten ließ, diese Schale den Castalien zuzuweisen, während sie doch in eine besonders in Nordamerika und Ostasien reich vertretene Gruppe von *Unio* gehört. Ob diese Strichelung stärker oder schwächer markiert, regelmäßig oder unregelmäßig, vertikal oder schräg ist, wird an sich allein niemals zu einer naturgemäßen Abgrenzung von Genera Anhalt bieten. Wohl aber war man berechtigt diesem bei *Unio* jedenfalls sehr seltenen Merkmale mehr Bedeutung beizumessen, wo dasselbe in Verbindung mit geschlossener Siphonalöffnung auftrat wie bei *Castalia.* Alle Kennzeichen, welche zur Charakterisierung dieser bisher für so ausnehmend scharf begrenzt geltenden Gattung dienen sollten, lassen uns aber nunmehr bei Zunahme unserer Kenntnisse so vollkommen im Stich, daß wir *Unio* und *Castalia* in einander übergehen sehen, und von ein und derselben Art ein Exemplar *Unio,* ein anderes *Castalia* sein kann.

Von *Castalia undosa* v. Mart. aus Piracicaba in São Paulo habe ich durch die Güte des Herrn Carl Nehring eine schöne Suite von Exemplaren mit Tier untersuchen können. Der Schale nach, zumal also auch der regelmäßigen Krenulierung der Seitenlamellen nach, ist die Art eine echte *Castalia.* Unter 21 Exemplaren hatten 16 die Branchialöffnung geschlossen, bei einem war die Verwachsung am ventralen Ende der Branchialöffnung nur eine minimale, bei vier anderen fehlte sie vollkommen. Da immerhin in 80 % der Fälle die Verwachsung eingetreten war und die Furchung

der Seitenlamelle eine regelmäßige ist, wird man nicht umhin können, die Art der Gattung *Castalia* zuzurechnen. Wer aber bürgt uns dafür, daß nicht in einer Entfernung von einigen Meilen oder in anderen Flüssen dieselbe Art mit einem anderen Prozentsatze von Individuen mit unverwachsenen Siphonalöffnungen vorkommt? Wie, wenn an jenen Stellen nicht 20, sondern 40 oder 60% der Individuen offene Branchialsiphonen hätten? Und dann wird man nicht jedes Mal eine so große Serie von Exemplaren zur Verfügung haben, und wird es dann vom Zufalle abhängen, ob man eben Tiere mit offener oder geschlossener Branchialöffnung antrifft.

Wie sehr letzteres Bedenken am Platze ist, geht daraus hervor, daß ich bei einer verwandten Form von gleicher Herkunft, *Castalina Nehringi* sp. n., von zwei untersuchten Tieren das eine mit offener, das andere mit geschlossener Branchialöffnung antraf. Was ist da die Regel? Nur größere Serien können es lehren. Wenn nun für eine der hierher gehörigen Arten, *Castalina psammoica* d'Orb. die Angabe d'Orbignys vorliegt, daß das Tier jenem von *Unio* gleiche, so wird wohl die Untersuchung zahlreicher Individuen lehren, daß auch hier Individuen mit geschlossener Siphonalöffnung vorkommen. Der Schale nach ist letztere Art wie auch *Castalina Nehringi* stets zu *Unio* gehörig, insofern die Seitenlamellen nur schwach und schief gestreift sind. Dagegen habe ich im Rio Camaquam in Rio Grande do Sul eine weitere hierher gehörige Art aufgefunden, bei welcher, zumal in der vorderen Hälfte der Seitenlamelle, die vertikale Furchung eine ganz regelmäßige ist, wenigstens bei einer ziemlichen Anzahl von Exemplaren. Nach hinten hin werden die vertikalen Rippen und Furchen der Seitenlamelle schwächer und feinere schief liegende treten hinzu. Ich besitze sowohl Exemplare mit sehr markierter *Castalia*-artiger Furchung als

auch solche wo nur unregelmäßig angeordnete schief liegende Furchen und Leistchen existieren. Von acht untersuchten Tieren hatte nur eines die Branchialöffnung am Hinterende offen. Hier haben wir also in Schale wie Tier teils *Castalia*, teils *Unio*-Stadien, und das unter zahlreichen alle von einem Fundorte stammenden Exemplaren. Ich werde diese Art nächstens als *Castalina martensi* sp. n. beschreiben.

Für das von mir hier eingeführte neue südamerikanische Genus *Castalina* würde die Diagnose lauten:

Testa laevi, quadrata vel subrotunda, inaequilaterali antice rotundata, postice angulata, valvulis crassiusculis, natibus ad apices divaricate radiatis; dentibus cardinalibus crassis, partitis, lateralibus verticaliter sulcatis vel irregulariter striatis. Animal apertura branchiali aperta vel clausa.

Obwohl es in einzelnen Fällen schwierig sein kann, die Zugehörigkeit einer Art zu diesem Genus zu beurteilen, glaubte ich dasselbe doch aufstellen zu sollen, weil diese unter sich sowohl zusammenstimmenden Arten eben weder zu *Unio* noch zu *Castalia* passen und es auch nicht angängig ist, ein so gut charakterisiertes Genus wie *Castalia* fallen zu lassen. Wollten wir überall da, wo scheinbar gut geschiedene Gattungen durch Übergänge verbunden sind, den Gattungsbegriff zur Aufnahme beider Genera erweitern, so könnten wir leicht dahin kommen, die neue Riesengattung mit der Familiendiagnose sich decken zu sehen. Wahrscheinlich wird Ähnliches wie hier für *Castalia* einst auch für *Hyria* nachgewiesen werden, und sicher würde *Unio* in diesem Falle auch *Margaritana* und *Anodonta* absorbieren. Wenn aber bei einer Riesengattung wie *Unio*, die an 1000 lebende Spezies zählt, irgend etwas nötig ist, so wird es die Abscheidung von größeren oder kleineren natürlichen Gruppen sein, nicht aber die Erweiterung des Genusbegriffes. Diejenigen Natur-

forscher sind meiner Ansicht nach auf einem Irrwege, welche das System dazu bestimmt wähnen, die natürliche Verwandtschaft zum Ausdrucke zu bringen in der Form eines Stammbaumes. Wird dies auch naturgemäß stets bis zu einem gewissen Grade geschehen, so erfordert doch die Notwendigkeit der Orientierung in der immensen Formenfülle lebender und ausgestorbener Organismen auch gebieterisch Rücksichtnahme auf das praktische Bedürfnis. Der „wissenschaftliche Zoologe“, welcher nur zu gern geneigt ist, die schwierigen Partien der Systematik Spezialisten und Dilettanten zu überlassen, vertritt mit seiner Forderung von absoluter Kongruenz von Phylogenie und System eine Forderung der Theorie, welcher die Praxis sich entgegenstellt. Ich habe hierauf kürzlich hingewiesen, anläßlich der Zweckmäßigkeitsforderung, Heteropoden und Pteropoden als Unterordnungen beizubehalten, und so muß ich auch hier wieder gegenüber der Forderung der Theorie den Konvenienzstandpunkt des Systematikers vertreten. Realpolitik, nicht Prinzipienreiterei!

In höherem Grade noch als durch die Verhältnisse der Siphonen, ist die Najadenfauna Südamerikas bestimmt durch die embryologischen Resultate, die bisher gültigen Ansichten über den Haufen zu werfen und ganz neue Gruppierungen anzubahnen. Seit meiner ersten kleinen Publikation, die Embryologie deutscher Najaden betreffend, hat mich der Gegenstand stets interessiert. Hier in Südamerika traf ich nie Unionenlarven auf Fischen. Auch das Fehlen von Schalenhaken an allen von mir untersuchten Spezies scheint auf andere Entwicklungsbedingungen hinzuweisen, mehr noch würde es der Fall sein, wenn sich der Mangel des Byssus bestätigen sollte, den ich bisher nicht antraf[1]). Jedenfalls

---

[1]) Als sicher sehe ich dies z. B. an für *Unio delodon* Lam. (*Wymanni* Lea), von dem ich mehrmals reife Larven untersuchte.

steht eine europäische *Unio*-Larve einer europäischen *Anodonta*-Larve sehr viel näher als erstere ihren Gattungsgenossen von Südamerika, denn die bei den europäischen Vertretern auftretenden Borsten fehlen hier stets. Davon abgesehen ist die kleine Larve nicht wesentlich von der europäischen verschieden. Die von Porenkanälen durchsetzte Larvenschale umschließt, wie dort, vollkommen den Embryo. Ebenso ist es bei *Castalia quadrilatera* d'Orb., von der ich ein trächtiges ♀ untersuchte. Es hatte, wie alle bisher untersuchten südamerikanischen Unioniden die Embryonen in der inneren Kieme. Die abgerundet dreieckige Larvenschale entbehrte der Schalenhaken, ob auch des Byssusfadens, ließ sich nicht entscheiden, weil das Tier eingetrocknet war. Auch hierin also erweist sich *Castalia* als eine *Unio* nächstverwandte Gattung.

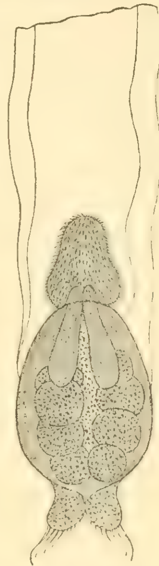
Bekanntlich werden die europäischen Unioniden alle in der äußeren Kieme trächtig, ebenso die nordamerikanischen mit einigen wenigen Ausnahmen, bei denen alle vier Kiemen mit Brut erfüllt sind. Über Trächtigkeit und Entwicklungsgeschichte von Unioniden aus Afrika, Asien, Australien usw. ist noch gar nichts bekannt. Die südamerikanischen haben die Brut ausnahmslos in der inneren Kieme. Vielleicht ist dies eine Folge davon, daß die bei den europäischen und nordamerikanischen Unioniden fast immer auf eine mehr oder minder weite Strecke hin freien sekundären Kiemenblätter hier stets an Abdomen und Mantel fest angewachsen sind, wie bei den afrikanischen Muteliden. Ich habe dieses Verhalten bisher konstatiert bei: *Castalia*, *Castalina*, *Unio*, *Glabaris* (den südamerikanischen „Anodonten"), *Aplodon*.

Als ich zum ersten Male eine trächtige südamerikanische *„Anodonta"*, *A. riograndensis* v. M., antraf, bot sich mir ein so überraschendes Bild dar, daß ich lange zweifelte, ob ich es mit Larven von demselben Tiere zu tun habe, und nicht

etwa mit einem sonderbaren Parasiten. Indes die Identität der Eihülle samt ihrer Mikropyle mit jener der reifen Ovarialeier ließ ja solche Zweifel nicht lange zu. Das am 28. Mai 1890 untersuchte Exemplar hatte in der Genitaldrüse viel Sperma, sowie auch Eier, doch sah ich darunter keine ganz reifen. Die Membran war aber an diesen Eiern schon wohl entwickelt, der große Kern deutlich. Die Durchmesser der Eier resp. ihrer kugeligen Membran in der inneren Kieme betrug nur 0,071 bis 0,090 mm, häufiger letzteres. In jeder der beiden inneren Kiemen waren in der Mitte je 8 bis 10 Fächer bis zur Hälfte mit Brut vollgestopft, durchweg alle auf demselben Entwicklungsstadium stehend. Dieses muß noch einigermaßen weit von der vollen Reife entfernt gewesen sein, denn alle Embryonen waren noch in die unverletzte Eihülle eingeschlossen, was nicht mehr der Fall ist, wenn die Ausstoßung der Brut nahe bevorsteht. Durch die Eihülle hindurch gewahrte man den dicken eingerollten im Querschnitt U-förmigen Byssusfaden. Der aus der Dotterhaut befreite Embryo mißt zirka 0,1 mm in Länge. Auch bei *Aplodon pazi* Lea ist das Ei sehr klein, 0,075 mm im Durchmesser. Ich muß auf diese geringe Größe der Eier und Keime besonders hinweisen. Auch bei *Glabaris wymanni* Lea mißt das reife Ei nur 0,09 mm. Im Gegensatze dazu habe ich bei allen hiesigen Unionen das Ei 0,2 bis 0,3 mm groß gefunden. Ebenso ist es ja bei den europäischen *Unio*-Arten und auch bei den europäischen *Anodonta*, in deren 0,25 mm großem Ei das Keimbläschen allein so groß ist (0,08 mm nach Flemming), wie das reife von der Dotterhaut umschlossene Ei unserer ebenso stattlichen *Glabaris*-Arten.

In der nebenstehenden Figur gebe ich eine Abbildung des reifen Embryo der *Glabaris wymanni* Lea des Rio Camaquam. Die kleine nur 0,086 mm lange Larve besteht aus drei Abschnitten: einem mittleren von der Schale bedeckten,

einem kopfförmigen vorderen und einem hinteren schwanzförmigen Teile. Der zylindrische gegen die Basis glockenförmig erweiterte Vorderteil ist allseitig mit Wimperepithel überkleidet, dessen 2 μ lange Cilien lebhaft arbeiten. Am Mittelstücke erkennt man eine mäßige Anzahl größerer, etwas dunklerer Entodermzellen, und nach vorn von ihnen zwei größere nierenförmige, in der Mittellinie aneinander gelagerte Organe, welche ich für die Byssusdrüsen halte. Das Epithel ist nur vorn seitlich noch mit Wimpern besetzt, nach hinten hin einfach. Vom Vorderende des Vorderteils her läßt sich bei Ventralansicht von einer etwas vorspringenden Kappe an der Spitze, welche, wie es schien, der Cilien entbehrte, ein helleres Organ gegen die Mitte des Körpers hin verfolgen, das mir der Ösophagus zu sein scheint, doch bedarf das Verhalten von Entoderm und Ösophagus noch weiterer Untersuchung. Von einem Schließmuskel ist noch nichts zu bemerken, was nicht überraschen kann, da die kleine Schale noch kein medianes Scharnier besitzt. Diese feine, wohl nur aus Konchyliolin bestehende Schale bedeckt den Mittelteil des Körpers nur bis zur halben Höhe der Seiten. Hinten wie vorn ist sie quer gerade abgestutzt, der leicht geschwungene Seitenrand ist fast gerade. In der Medianebene ist die Wölbung der Schale eine regelmäßige von vorn nach hinten bis zum letzten Achtel etwa, wo die Wölbung plötzlich abbricht und sich eine kurze nicht gewölbte Endpartie in stumpfem Winkel ansetzt. Diese Absetzung des Hinterendes der Schale ist nur in Profilansicht zu bemerken, sie entspricht offenbar der Zuspitzung des Mittelstückes des Körpers in den Schwanz,



Reife Larve *(Lasidium)* von *Glabaris wymanni* Lea. Verg. 180/1.

dessen Basis eben der Endteil der Schale noch bedeckt. In der Medianlinie endet die Schale nach hinten in eine kurze, scharfe unpaare Spitze. Der Schwanz ist kurz, kaum länger wie breit und teilt sich nach hinten in zwei kurz abgerundet endende Hälften, von denen jede etwa acht schwach hakenförmig gekrümmte Borsten trägt. Dieselben sind steif, unbeweglich, jedenfalls keine Cilien. Ich habe keine anderen Bewegungen an ihnen bemerken können, als jene, welche die Bewegung der beiden Schwanzhälften bedingen. Da die beiderseitigen Konkavitäten gegen die Mittellinie hin gerichtet sind, so kann der Schwanz offenbar mit diesen beiden Bündeln von Greifborsten sich an irgend welchen feinen Objekten fixieren. Von den Borsten stehen die stärkeren, 0,005 mm langen, mehr ventral und nach vorn, von da ab nehmen sie gegen die Dorsomedianlinie an Größe ab.

Ein höchst eigentümliches und mir noch keineswegs recht verständliches Verhalten bietet der Byssus dar. Derselbe stellt ein überaus dünnes, breites, flaches Band dar, das an Länge 6—10 mal diejenige des Larvenkörpers übertrifft. Während dasselbe an der noch in die Dotterhaut eingeschlossenen Larve einen dicken soliden Strang darstellt, an dem nur die U-förmige Figur des Querschnittes auf eine Einrollung hinweist, so breitet er sich am freigewordenen Embryo ausnahmslos zu einem breiten unendlich dünnen Bande aus, dessen Breite diejenige des Körpers etwas übertrifft. Dasselbe ist etwa in der Mitte des Körpers an der Ventralfläche befestigt, und wendet sich von da aus ausnahmslos nach vorn über den Vorderteil, aber Schale und hintere Hälfte des Körpers freilassend. Außerdem besteht auch eine Anheftung des Byssus am Vorderteile und diese eben vermag ich mir nicht zu erklären. Wahrscheinlich handelt es sich um Faltenbildung, welche durch das vordere Ende der Schale bedingt wird.

Diese sonderbare Larve, die ich im folgenden mit Rücksicht auf das borstentragende Hinterende Lasidium nennen werde, kenne ich also von zwei Arten amerikanischer „Anodonten". Da indes die Eier, Trächtigkeit, Anatomie usw. von *Aplodon* (*Monocondylaea* d'Orb.) aufs vollständigste mit eben diesen „Anodonten" übereinstimmen, zweifle ich nicht, daß auch die Larvenform mehr oder minder identisch sein wird. Es ist klar, daß diese Larve den betr. südamerikanischen Formen ihren Platz außerhalb der Familie der Unioniden anweist. Alle echten Anodonten, *Unio*, *Margaritana*, ja selbst *Castalia* stimmen im Besitz einer Glochidium-Larve überein. So wesentliche Unterschiede innerhalb der Gattung *Unio* auch diese Larve nach den Beobachtungen von Lea und mir aufweist, stets ist doch eine kalkige von Porenkanälen durchsetzte und den Embryo resp. die Larve vollkommen einschließende gleichklappige Schale vorhanden. Im Gegensatze zu dieser Glochidium-Larve nun hat das Lasidium eine kleine, den in drei Abschnitte gegliederten Körper nicht einschließende Schale, einen mit Cilien besetzten wimpernden Vorderteil und ein mit zwei Büscheln Greifborsten versehenes schwanzförmiges Hinterende. Es wird glaube ich niemand bezweifeln, daß das Lasidium die ältere Larvenform der Najaden ist. Das Glochidium ist eine innerhalb der Lamellibranchier ganz isoliert dastehende Larvenform, deren Verständnis auch durch die volle Aufklärung ihrer Organisation nicht ganz ermöglicht worden. Diese sonderbare Larve ist nur zu verstehen, wenn man sie als das Endprodukt langwieriger phylogenetischer Prozesse ansieht, über welche aber beim Mangel irgend welcher Anhaltspunkte bisher selbst Vermutungen fehlten. Das ist nun anders, wo wir eines der wichtigsten dieser fehlenden Stadien kennen gelernt haben. Es wird nun Aufgabe der vergleichenden Embryologie sein, einerseits für das Glochidium aus dem

Vergleiche mit dem Lasidium eine zuverlässige Deutung zu gewinnen, andererseits das Lasidium selbst mit marinen Acephalenlarven in Parallele zu bringen. Obschon mir einige bezügliche Annahmen nahe zu liegen scheinen, möchte ich doch diese meinen ohnehin schon weit genug gesteckten Aufgaben ferner liegende Untersuchung anderen überlassen.

Wenn nun das Glochidium die Larvenform der Unioniden s. str. ist und hier uns im Lasidium eine ganz differente einer anderen Familie zugehörige Larve entgegentritt, so fragt es sich, welcher Familie denn dies sei. Ein Zweifel ist hier kaum möglich, es handelt sich um die Muteliden, und zwar nicht um die Muteliden im Sinne von Adams, sondern in einer ganz anderen Begrenzung. Hierauf weist auch eine andere von mir gemachte Beobachtung hin. Ein Exemplar von *Monocondylaea fossiculifera* d'Orb., welches ich aus Paraguay besitze, hat unter dem Ligament die breite Schloßleiste krenuliert. Die wie Zacken einer Säge vorspringenden 5 bis 6 Gruben sind mit einer homogenen gelblichen Masse erfüllt, Zement, welches sich unter der ganzen Schloßleiste hinzieht und ebenso bei *Glabaris* angetroffen wird, aber ohne jene Krenulierung. Es ist das ein Verhalten, welches unmittelbar an jenes von *Iridina* (Pliodon) anknüpft, und im übrigen bei keiner anderen Gattung der Najaden sich wiederholt. Lea hat zwar ebenso wie d'Orbigny diesen Umstand übersehen, gleichwohl aber richtig erkannt, daß diese Art nicht mit *Monocondylaea* d'Orbigny resp. also jetzt *Aplodon* Spix vereint bleiben kann, und für sie das Genus *Fossula* Lea vorgeschlagen. Dasselbe ist vor allem dadurch charakterisiert, daß die zahnförmigen hintereinander liegenden Vorsprünge des Schlosses von wellenförmigen Ausbuchtungen der Schloßleiste selbst gebildet werden. Bei *Aplodon* hingegen ist die Begrenzung der Schloßleiste eine geradlinige und von ihrer Basis her treten als lokale Verdickungen die beiden Zähne

ab, von denen der linksseitige stets der vordere ist. Einen noch weiteren Schritt repräsentiert *Plagiodon* Lea, wo diese Zähne seitlich durch senkrechte Flächen begrenzt in scharfeingeschnittenen Gruben der Gegenschale artikulieren. Zu dieser südamerikanischen Art gehört außer dem Leaschen Typus aber noch eine von Dr. Balzan im Rio Paraguay entdeckte, im Habitus *Aplodon* nahe stehende neue Art, die ich demnächst als *Plagiodon Balzani* beschreiben werde. Eine von Mousson irrigerweise hierher gerechnete Form (*Pl. rotundatus* Mouss.) ist ein *Aplodon*. Wir sehen es also hier innerhalb der südamerikanischen Muteliden zur Bildung von Zähnen kommen, die man zwar Kardinalzähne nennen kann, die aber eine ganz andere Entstehung haben als jene der Unioniden oder jene anderer Muscheln.

Bei den südamerikanischen *Glabaris* trifft man auch häufig als individuelle Variation eine ganz ähnliche Ausbuchtung der Schloßleiste wie bei *Fossula*, welche uns darauf hinweist, daß *Fossula*-artige Formen den Ausgangspunkt bildeten. Eine hierher gehörige interessante neue Form von S. Paulo werde ich als *Fossula piracicabana* beschreiben. Auch bei ihr bestehen noch, wenn auch in geringerer Zahl und nicht konstant, 2—3 Ventrikelgruben in der zementbedeckten Schloßleiste unterhalb des Ligamentes.

Herr Prof. v. Martens, der mich auch in diesen Studien mit dem reichen Schatze seines Wissens in liebenswürdigster Weise unterstützt hat, unterzog die Frage der generischen oder subgenerischen für die südamerikanischen „Anodonten" aufgestellten Gruppen einer eingehenden Prüfung, aus der hervorgeht, daß bei Ausschluß solcher Namen, die auch außer-südamerikanische Formen berücksichtigen, *Glabaris* Gray die Priorität hat. Es wird auch dem exklusiven Konchyliologen nicht schwer fallen, sich mit der generischen Abtren-

nung der südamerikanischen Vertreter von den holarktischen Repräsentanten der Anodonten zu befreunden, denn dieselben bieten auch konchyliologisch viel abweichendes. Namentlich ist die große scharf nach unten vorspringende dreieckige Ligamentbucht auffallend. Hierin schließen sich die *Glabaris*-Arten wieder an Afrikaner, zumal *Spatha* an. Es ist auffallend, daß diese Analogie nicht eher beachtet wurde, und wäre nicht zu verstehen, wenn man nicht die verkehrten Ansichten über Siphonen in Betracht zöge.

Der einzige wesentliche Unterschied zwischen *Glabaris* und *Spatha* beruht in dem geschlossenen Branchialsipho der letzteren Gattung. Hierzu kommt dann die auffallend starke Entwicklung des Retraktor anterior inferior bei *Spatha*, auch jene des Elevator, welcher bei *Glabaris* entweder fehlt oder rudimentär wird. Es sind das aber nur graduelle Unterschiede, die wohl vorzugsweise durch die Lebensweise bedingt werden, insofern *Glabaris* gleich *Anodonta* ruhiges Wasser vorzieht, *Spatha* eine Flußform ist. Lea und Clessin haben geglaubt, die mehr oder minder starke Entwicklung dieser Muskelnarben genüge zur Erkennung einer *Spatha*. Wenn nun aber die große vordere Retraktornarbe bei *Spatha* etwa 80—90 % der Größe jener des Adduktor ausmacht, so versteht man nicht, warum bei 60—70 oder 40—50 % ein so wesentlicher Unterschied gegeben sein soll, daß man verschiedene Gattungen dafür schafft. In der Tat sind denn auch die Autoren bei dieser willkürlichen Abgrenzung nicht einig. So stellt Lea *Anodonta Chaiziana* Rang zu *Anodonta*, Clessin u. a. ziehen sie zu *Spatha*. Warum man dann aber nicht auch *Anod. dahomeyensis* Lea und *senegalensis* Lea zu *Spatha* stellt, ist schwer verständlich. Ein derartig gradueller Unterschied ist eben zur generischen Abgrenzung nicht geeignet; er könnte nur dann mit in Betracht gezogen werden, wenn andere wesentlichere Differenzen damit Hand in Hand

gingen. Das ist aber nicht der Fall. Die von Clessin zu *Spatha* gezogene *Anod. Chaiziana* hat nach Rang, wie Lea (Synopsis p. 79 Anm.) angibt, die Branchialöffnung nicht zum Sipho geschlossen und soll eben dadurch sich vorzugsweise von *Spatha rubens* unterscheiden. Vielleicht ist das Verhältnis ebenso wie bei *Castalina*. Offenbar ist aber eine *Spatha* mit offenem Branchialsipho noch keine *Anodonta*, sondern nur eine *Glabaris*. Ich zweifle nicht im mindesten, daß es in Afrika — von dem zur mediterranen Provinz gehörigen nördlichen Teile natürlich abgesehen — überhaupt keine Anodonten gibt, so wenig wie in Südamerika, sondern nur *Glabaris* und *Spatha*.

Die nahe Verwandtschaft aller dieser afrikanischen und südamerikanischen Muteliden wird sofort klar, sobald man sich nur von der verhängnisvollen Idee frei macht, als sei die Verwachsung der Mantelränder unter der Branchialöffnung ein Zeichen naher Verwandtschaft, während sie doch nur der Ausdruck eines in den verschiedensten Gruppen von neuem auftretenden Prozesses ist. Alle südamerikanischen und afrikanischen Muteliden haben die beiden sekundären Kiemenblätter jeder Seite fest an Mantel und Abdomen angeheftet, so daß der im Analsipho endende Suprabranchialraum völlig von der Mantelhöhle abgeschieden ist. Gemeinsam ist ferner ihnen allen die Existenz eines gemeinsamen Ano-superanalloches, eben des Analsiphos, welcher aber nicht eine einfache kleine Siphonalöffnung ist, sondern sich nach hinten über dem Adduktor in einen damit zusammenhängenden Superanalraum fortsetzt. Bei Unioniden kommt dies selten, bei den südamerikanischen und wohl auch afrikanischen *Unio* niemals vor. Die südamerikanischen *Unio* stimmen in der Verwachsung der Kiemen mit den Muteliden überein, allein der Analsipho ist klein und setzt sich nach hinten hin nicht in einen Superanalraum fort, vielmehr sind

die Mantelränder unter sich verwachsen und auf den Adduktor angeheftet. Bei europäischen und nordamerikanischen Unioniden ist dies ähnlich, doch kommt meist weiter nach hinten noch ein besonderes superanales Loch vor.

Da nicht nur die südamerikanischen Unioniden, sondern auch die südamerikanischen Muteliden die Brut in der inneren Kieme tragen und sie alle angeheftete sekundäre Kiemenblätter haben, so vermute ich, daß hierin ein innerer Zusammenhang vorliegt, denn die Unioniden der holarktischen Region, welche in der äußeren Kieme trächtig werden, haben die dorsalen Ränder der sekundären Kiemenblätter in der Regel auf eine mehr oder minder weite Strecke hin frei. Jedenfalls darf man nach allem, was wir gesehen, die Vermutung aussprechen, daß die afrikanischen Muteliden, über deren Fortpflanzung noch nicht das Mindeste bekannt ist, auch in der inneren Kieme die Brut aufnehmen werden und daß diese in ihrer Larvenform nicht dem Glochidium, sondern dem Lasidium gleichen werden.

Nach dem, was wir nun wissen, wird man annehmen müssen, daß die afrikanischen Muteliden im Tier nur hinsichtlich der Verwachsung der Mantelränder wesentliche Differenzen darbieten. Die Reihe ist dabei: 1. *Glabaris* mit offenem Branchialsipho, 2. *Spatha* mit geschlossenem Branchialsipho, 3. *Iridina* und *Mutela* mit geschlossenem Branchialsipho und noch eine Strecke weiter nach vorn hin verwachsenen Mantelrändern. Letztere zwei Gattungen sind nicht im Tiere, wohl aber in der Schale verschieden, die bei *Iridina* eine krenulierte, bei *Mutela* eine glatte Schloßleiste aufweist, auch sonst noch Verschiedenheiten zeigt. Die *Mutela* entsprechende Gattung *Mycetopus* hat den Branchialsipho offen, das Tier von *Solenaia* ist nicht bekannt. Daß es auch in Südamerika Muteliden mit der Organisation von *Spatha* gibt oder gegeben haben muß, beweist die Gattung *Leila,* bei der die Ver-

wachsung der Mantelränder sogar zur Ausbildung einer Mantelbucht geführt hat. Wie verkehrt würde es auch hier wieder sein, die Identität des anatomischen Verhaltens zur Klassifikation zu benutzen und *Leila* von *Glabaris* loszureißen und zu den Sinupalliaten zu bringen!

Hiernach ergibt sich folgende Einteilung, wobei zumal das Verhalten der Larve und der Kiemen zugrunde liegt.

Unionidae v. Ih. (nec Ad.)
Larve: Glochidium.

Hyria Lam.
Castalia Lam.
Castalina v. Ih.
Unio Retz.
Margaritana Schum.
(*Cristaria* Schum.)
(*Pseudodon* Gould, Tier unbekannt.)
Anodonta Lam.

Mutelidae v. Ih. (nec Ad.)
Larve: Lasidium.

(*Solenaia* Conr.)	*Fossula* Lea.
Mutela Scop.	*Aplodon* Spix.
Iridina Lam.	*Plagiodon* Lea.
Spatha Lea.	*Leila* Gray.
Glabaris Gray.	*Mycetopus* d'Orb.

Wenn *Anodonta* das Endprodukt eines Umwandlungsprozesses darstellt, so kann es offenbar mehrmals und von verschiedenen Seiten her zur Ausbildung dieser Form gekommen sein. Man kann sich vorstellen, daß ebensowohl von *Iridina* aus, welche dem Schlosse nach der Stammform aller Muteliden und Unioniden am nächsten stehen dürfte, es durch regressive Schloßmetamorphose zur Entstehung von

zahnlosen Formen hat kommen können, als von *Unio* aus oder schon von denjenigen Unioniden her, welche die Vorläufer der Unioniden bildeten. Letztere Annahme ist allerdings rein hypothetisch und findet keinen Anhalt in dem, was bisher über die Paläontologie der Gruppe bekannt ist, die uns *Unio* als die älteste Gattung der rezenten Unioniden kennen lehrt. Da zugleich *Unio* die einzige nahezu kosmopolitische Gattung ist, so wird es wohl sehr wahrscheinlich, daß *Anodonta* ebenso wie *Margaritana, Cristaria* u. a. nichts ist als eine Umwandlungsform von *Unio*, durch Verkümmerung des Schlosses entstanden. Dieser Vorgang aber kann sich möglicherweise in sehr verschiedenen Gruppen wiederholt haben und zumal die ostasiatischen Anodonten sind, bevor nicht Tier und Larve bekannt geworden, in ihrer systematischen Stellung zweifelhaft.

Wir können daher zur Zeit nur sagen, daß es in der paläarktischen und nearktischen Region Anodonten gibt, vermutlich auch in der orientalischen. Dagegen fehlt *Anodonta* in Südamerika und wohl auch in der äthiopischen Region, wo *Glabaris* und andere *Muteliden* ihre Stellung einnehmen. Immens ist der Gegensatz zwischen der Unionidenfauna von Südamerika einerseits und Nord- und Zentralamerikas andererseits. Die Najaden, wie ich Unioniden und Muteliden zusammen nennen will, von Nordamerika weisen auf alte Beziehungen mit Europa und Asien hin, diejenigen Südamerikas lassen mindestens zwei getrennte Elemente erkennen, welche durch eine völlig abweichende Verteilung von Wasser und Land während der Sekundärzeit bedingt sind. Ein Element bildet das chilenisch-patagonische mit Neuseeland nächst verwandte, dessen alte Fauna sich in Chili rein erhielt, weil die Hebung der Anden den von Norden her kommenden Einwanderern eine Schranke setzte, und darum gibt es in Chili nur *Unio*, aber weder *Glabaris* und *Castalia* usw. noch Am-

pullarien oder Schildkröten, Characiniden usw. Das zweite Element im mittleren und vielleicht nördlichen Südamerika östlich der Anden heimisch bietet gar keine Beziehungen dar zu Nordamerika, sondern nur zu Afrika. Zu ähnlichen Resultaten führte bekanntlich die geographische Verbreitung der Süßwasserfische, wie wir sie durch Günther kennen. Ohne Zweifel hat eine Landverbindung zwischen Afrika und Südamerika während der mesozoischen Epoche existiert, ebenso wie zwischen Archiplata (Chili-Patagonien bis gegen Südbrasilien) und Neuseeland. Südamerika entstand erst in der Tertiärzeit aus ganz verschiedenartigen Stücken. Der Gegensatz zwischen den Ergebnissen meiner Studien über geographische Verbreitung der Süßwasserfauna und den Wallaceschen Regionen erklärt sich daraus, daß Wallace nur Tiergruppen verwertete, die tertiär in ihren heutigen Vertretern erscheinen, während die Verbreitung der Süßwasserfauna die mesozoische Geographie uns vor Augen führt. Ich verweise hierüber auf meine im „Ausland“ 1890 Nr. 48 und 49, sowie 1891 Nr. 18 veröffentlichten Artikel.

C. Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika.

(Archiv für Naturgeschichte 1893, p. 113—140.)

Als Basis für die folgenden Erörterungen müssen zunächst die einzelnen Listen von Najaden der verschiedenen hydrographischen hier in Betracht kommenden Systeme dienen.

Unioniden vom Stromgebiete des Rio Paraná.

Unio greeffeanus (Dkr.) v. Ih.
„ *firmus* Lea var. *Boettgeri* v. Ih.
„ *aethiops* Lea var. *piracicabana* v. Ih.
„ *effulgens* Lea.
„ *ellipticus* Spix.
„ *paulista* v. Ih.

Unio caipira v. Ih.
„ *fontaineanus* Orb.
Castalina nehringi v. Ih.
Castalia undosa v. Mart.

Aplodon lentiformis Lea.
Fossula fossiculifera Orb.
Glabaris trapezia Spix.
„ *rotunda* Spix.
„ *nehringi* v. Ih.
„ *tenebricosa* Lee.
Mycetopus siliquosus Spix.

Das Verdienst, diese erste Übersicht von Unioniden aus dem Parana-Gebiete ermöglicht zu haben, kommt ganz ausschließlich Herrn C. Nehring zu, denn bisher war aus dem ganzen oberen Paraná nichts von Najaden bekannt.

Um das Verhältnis dieser Formen zu denen benachbarter Gebiete beurteilen zu können, gebe ich zunächst eine Übersicht der mir zurzeit aus dem nördlich an S. Paulo anschließenden Gebiete bekannt gewordenen Najaden. In diesem Gebiete haben wir zunächst in S. Paulo den Rio Parahyba do Sul, welcher im Staate Rio de Janeiro u. a. die Nebenflüsse Rio Negro, Conigo, Macucu und Conceição aufnimmt, aus denen Najaden bekannt wurden. Direkt zum Ozean fließen im Staate Rio de Janeiro der Macacu und Macahé. Daran schließt sich nach Norden der Rio S. Francisco an, und an kleineren Küstenflüssen der Rio Paraguassú bei Bahia. Letzterer scheint sich faunistisch nicht vom Rio S. Francisco zu unterscheiden, ob aber das Gleiche auch von der Umgebung vom Rio de Janeiro gilt, kann erst später sich zeigen. Es ist, wie ich (l. c. pag. 165) zeigte, unter dem Namen *Unio ellipticus* und *multistriatus* recht vielerlei Verschiedenes zusammengefaßt. Ich habe damals zunächst *ellipticus* abge-

trennt und besser charakterisiert, mich seitdem aber überzeugt, daß auch die übrigen von mir in der Synonymie zusammengefaßten Arten noch heterogenes enthalten. Zunächst habe ich *U. psammactinus* Phil. (= *expansus* Charp.), wie schon zuvor erörtert, als gute Art kennen gelernt. Ich glaube nun auch außer dem echten *U. multistriatus* Lea noch eine oder die andere Form als gute Spezies gelten lassen zu sollen, bin aber bei dem Mangel an Material außer Stande, bis jetzt mir ein Urteil zu bilden über die Variabilität. Ebenso liegt die nahe Verwandtschaft von *U. Pfeiferi* Dkr. mit *U. hylaeus* Orb. und *fluctiger* Lea auf der Hand, ohne daß ich das zur Klärung der Frage nötige Material kannte.

Aus dem Rio Parahyba do Sul und der Umgebung von Rio de Janeiro sind bis jetzt bekannt:

Unio multistriatus Lea.
„ *coriaceus* Dkr. (Rio negro).
„ *granuliferus* Dkr. (Rio Macahé).
„ *pfeiferi* Dkr. (Rio negro).
„ *psammactinus* Phil. (Rio Conigo).
„ *martensi* v. Ih. (Rio Canceiçau).
„ *beskeanus* Dkr.
„ *dunkerianus* Lea (Rio Macacu).
„ *rotundus* Spix.
„ *fontaineanus* Orb.
„ *ellipticus* Spix.

Dies ist wohl alles, was aus der Umgebung der so oft besuchten Hauptstadt Brasiliens bisher bekannt wurde, wobei wohl *U. granuliferus* und *coriaceus* noch als synonym eingehen dürften. Ich habe bisher nie irgend eine *Glabaris, Leila* usw. aus Rio de Janeiro oder dem Küstengebiet von da bis Rio Grande do Sul zu sehen bekommen können. Vielleicht ist es nur Zufall. Erwähnt sind für Rio de Janeiro in der

Literatur von Lea (Obs. VII. p. 79) *Glabaris senegalensis* Lea von Rio Macucu durch Cuming, aber als vermutlich irrig von Lea in Frage gezogen, und *Glabaris trapezialis* Lam, sowie *Leila pulvinata* Hupé von Hupé. Letztere zwei Arten stammen sicher vom Amazonas, ihr Vorkommen auch bei Rio de Janeiro ist bisher nicht bestätigt.

Aus dem Gebiete des Rio S. Francisco und Paraguassú sind bekannt:

Unio ellipticus Spix.
„ *rotundus* Spix (t. v. Martens Mus. Berol.).
„ *fontaineanus* Orb.
„ *beskeanus* Dkr. (Rio Paraguassú t. v. Martens).
„ *multistriatus* Lea.
Castalia ambigua Lam (*pectinata* Spix).
Aplodon reticulatus (Mor.) Rve.
„ *franciscanus* Mor.
Glabaris bahiensis Küst.
„ *hertwigii* v. Ih.
„ *moricandii* Lea.
„ *radiata* Spix.
„ *obtusa* Spix.
„ *trapezea* Spix.
„ *soleniformis* Orb. var. *solenidea* Rve.
Mycetopus siliquosus Spix (Rio Paraguassú).

Kommen wir nunmehr auf die Najaden des Paraná-Gebietes zurück, so treffen wir darunter zunächst zwei weit verbreitete Arten: *Glabaris trapezea* Spix und *Mycetopus siliquosus* Spix. Diese beiden Arten treffen wir nicht nur im La Plata wieder, sondern auch im Stromgebiete des Rio S. Francisco, ja sogar im Gebiete des Amazonas. Diese gemeinsamen Arten, denen sich, wie wir sehen werden, zahlreiche andere anschließen, weisen uns somit auf eine geologische

Epoche zurück, in welcher die hydrographischen Verhältnisse wesentlich andere waren. Von diesen weiter verbreiteten Arten abgesehen, hat das Paraná-Stromsystem mithin mit dem Gebiete des Rio S. Francisco sowie mit jenem des Parahyba do Sul gemeinsam bis jetzt nur *Unio ellipticus* Spix und *Unio fontaineanus* Orb. Unter einander haben der Parahyba und der S. Francisco außer den eben genannten zwei Arten noch gemein: *Unio multistriatus, beskeanus, rotundus,* denen sich ja wohl fernerhin noch manche anschließen werden.

Wenn wir demnach das vom Parahyba do Sul zum S. Francisco reichende Gebiet als ein faunistisch mehr oder minder einheitliches ansehen können, so fragt es sich, ob dasselbe gewisse charakteristische Züge besitze. Das scheint nun in der Tat der Fall zu sein und betrachte ich als solche Züge:

1. Die Anwesenheit eines Vertreters der Gruppe von *Unio hylaeus* Orb., welche sonst nur noch in Bolivien, Paraguay und in Guiana vorkommt und der chilenisch-argentinischen Fauna fremd ist.

2. Die Anwesenheit der Gruppe des *U. multistriatus* Lea und seiner Verwandten. Auch das ist eine nördliche Gruppe, von der bisher kein Vertreter im La Plata-Gebiete oder westlich der Anden gefunden wurde. Nach Mousson würde sie auch im Amazonas-Gebiete vorkommen, doch wird eine genauere Untersuchung der betreffenden Exemplare nötig sein. Diese Gruppe ist neben der starken und eigentümlichen zu V förmigen Zeichnungen führenden Radialskulptur vor allem auch charakterisiert durch die tief gefurchte Schale, bei der die Zwischenräume zwischen den Furchen wie niedere Lamellen sich erheben. Unioniden mit sulkater Schale sind zumal im nördlichen Südamerika sowie in Zentralamerika entwickelt, allein dieselben haben weder diese Wirbelskulptur noch im Tiere Ähnlichkeit. Bei allen bisher beobachteten *Unio* von

Südamerika ist eine einfache Analöffnung des Mantels da und keine superanale und die Kiemen sind allerseits angewachsen. *Unio rowellii* Lea und *U. scammatus* Morel. aber, deren Anatomie Lea mitgeteilt hat, besitzen die Superanalöffnung und haben die sekundäre Lamelle der inneren Kieme frei. Für die Verwandten der *U. multistriatus*-Gruppe wird man sich daher nicht in Zentralamerika, sondern unter den zum Teil sehr ähnlichen Formen aus Afrika (*U. natalensis* Lea z. B.) und Indien umzusehen haben, wo wie ich schon erwähnte *U. radula* Bens. und *U. coriaceus* Dkr. identisch ist.

3. Die Abwesenheit von *Glabaris*-Arten aus der Gruppe von *Gl. trigona* Spix, welche im Amazonas-Gebiete zumal im westlichen so überaus reich entfaltet ist.

Der letztere Punkt stellt zugleich einen solchen dar, in welchem dieses S. Francisco-Gebiet mit jenem des Paraná übereinstimmt. Im übrigen überwiegen im Gebiete des Paranástromes doch sehr die Beziehungen zu der La Plata-Fauna. Etwa die Hälfte der Arten obiger Liste von S. Paulo-Arten stimmt überein mit Arten des La Plata und wahrscheinlich stammt von da auch *Aplodon lentiformis*, welche Lea ohne nähere Herkunftsangabe von L. Paz neben vielen anderen Arten des La Plata erhielt. *Glabaris nehringi* ist zwar bisher nicht im La Plata-Gebiete selbst, wohl aber in jenem von Rio Grande do Sul nachgewiesen, welches faunistisch nur eine Abzweigung der La Plata-Fauna repräsentiert. *Castalina nehringi* steht der *Castalina*-Form von Rio Grande do Sul nahe und von den *Unio*-Arten des Paraná wird möglicherweise noch eine oder die andere sich als identisch erweisen mit solchen des La Plata, ich ziehe es aber vor, beim Mangel von Vergleichsmaterial lieber möglicherweise Zusammengehöriges vorläufig noch getrennt zu lassen, als mich der Gefahr auszusetzen, Irrungen in der Synonymie zu schaffen.

Es ist natürlich mißlich, auf ein so unvollkommenes Beobachtungsmaterial gestützt, schon allgemeine Schlüsse zu ziehen und so sehe ich von einer genaueren Durchführung des Vergleiches ab, nur auf einige Punkte hinweisend, welche bei Fortführung der Untersuchung der Prüfung bedürfen. Es ist auffallend, daß die Gruppe der großen schweren Unionen, die mit *U. delodonta* Lam. verwandt sind, im Paraná bisher fehlt. Es ist das vermutlich kein Zufall, denn diese Unionen lassen sich vom La Plata bis Paraguay und zum Amazonas (*U. wheatleyanus* Lea) verfolgen, fehlen aber im Osten nicht nur im Paraná, sondern auch im S. Francisco. Genau das gleiche gilt für *Unio parallelepipedon* Lea und verwandte. Auch die *Glabaris*-Arten aus der Gruppe von *Gl. trigona* Spix, ebenso *Glabaris trapezialis* Lam. u. a. sowie wohl die *Leila*-Arten schließen sich hierin an. Dies ist um so auffallender, als andererseits eine Anzahl dem Paraná und La Plata-Gebiete gemeinsame Arten im Paraguay und Amazonas fehlen, nämlich *Fossula fossiculifera*, *Glabaris rotunda*, *nehringi* und *tenebricosa*. Es wird damit doch wahrscheinlich, daß diese Arten ursprünglich im Stromgebiete des Paraná heimisch waren und in demselben zum La Plata vordrangen. Um hierüber weiteres bemerken zu können, lasse ich die Liste der Arten des La Plata folgen.

Najaden des Rio La Plata, von der Vereinigung des R. Paraná und R. Paraguay abwärts.

Unio variabilis Wood.
„ *paranensis* Lea.
„ *patelloides* Lea.
„ *rudis* Lea.
„ *locellus* Lea.
„ *delodonta* Lam. (= *Wymanni* Lea).
„ *wheatleyanus* Lea.

Unio lacteolus Lea.
" *borroughianus* Lea.
" *parallelepipedon* Lea.
" *trifidus* Lea.
" *guaranianus* Orb.
Castalina psammoica Orb.
Castalia ambigua Lam. var. *inflata* Orb.

Aplodon paraguayanus Orb.
" *parchappi* Orb.
" *corrientensis* Orb.
Plagiodon isocardioides Lea.
Fossula fossiculifera Orb.
Glabaris lucida Orb.
" *mortoniana* Lea (*weddeli* Hupé).
" *trigona* Spix.
" *soleniformis* Orb.
" *tenebricosa* Lea.
" *limnoica* Orb.
" *trapezialis* Lam.
" *riograndensis* v. Ih.
" *susannae* Griff.
" *puelchana* Orb.
" *patagonica* Lam.
" *latomarginata* Lea.
" *trapezia* Spix.
" *rotunda* Lea (Obs. X p. 13).
" *brevis* Sow.
" *sirionos* Orb.
" *bergi* v. Ih. sp. n. (= *sinuosa* Kust. nec Lam.).
" *wymanni* Lea (coll. v. Ih.).
Leila blainvilleana Lea.
Mycetopus siliquosus Orb.

Mycetopus legumen v. Mart.
„ *clessini* v. Ih.

Für die durch den kurzen nach vorn abfallenden Dorsalrand, große Wirbel und hohe geränderte Form von *Gl. sirionos* sich gut unterscheidende von Küster (p. 90 T. 22 fig. 1, 2) als *Anodonta sinuosa* Lam. beschriebene Art schlage ich den Namen *Gl. bergi* sp. n. vor, sie dem Direktor des Museums in Montevideo, Herrn Dr. C. Berg widmend, dem ich u. a. auch diese Art verdanke. Außer letzteren von S. José stammenden Exemplaren besitze ich auch ein anderes aus dem La Plata. Bei einigen ist das Perlmutter rötlich, bei anderen gräulich. *A. susannae* Griff. ist eine der *Glabaris riograndensis* nahe verwandte gute Art. *Gl. Mortoniana*, mit der *Gl. weddeli* Hupé offenbar identisch, halte ich hier eine *Gl. trigona* Spix (= *chiquitana* Orb.) sehr nahe stehende Art, die höher ist und einen gleichmäßiger gerundeten Ventralrand hat; *Mortoniana* kenne ich übrigens nicht, wohl aber *chiquitana*, wovon ich auch ein von d'Orbigny herrührendes Exemplar besitze. Mancherlei mir noch unklare *Unio* lasse ich hier beiseite.

Hinsichtlich ihrer geographischen Verbreitung läßt die La Plata-Fauna eine Anzahl verschiedener Elemente erkennen. Eines, das wir schon besprochen, sind die von Rio Paraná her uns bekannten Arten. Ein zweites Element bilden weit verbreitete Arten, die am La Plata ihre Südgrenze finden und offenbar von den zentralen Gebieten Südamerikas aus nach den verschiedenen Richtungen hin sich verbreiteten. Ein drittes Element sind die dem La Plata mit dem Amazonas gemeinsamen Arten, auf welche ich gleich zu sprechen komme, nach Aufführung der Arten des Rio Paraguay. Als viertes Element schließen sich endlich gewisse, bisher noch nicht in Argentinien, aber in Uruguay und Rio Grande do Sul beobachtete Arten an, welche mit solchen aus Chili identisch

oder nächst verwandt sind, und von denen anzunehmen ist, daß sie auch in Argentinien nicht ganz fehlen werden.

Najaden aus dem Rio Paraguay.

Aus diesem Gebiete ist überaus wenig von Unioniden bekannt geworden. Prof. v. Martens teilt mir mit, daß Rohde in der Laguna Gaiba *Unio aethiops* Lea sammelte, doch nehme ich bei der Schwierigkeit in der Bestimmung gerade dieser Gruppe die Art nur als fraglich auf. *Anodonta porcifera* Gray, welche aus Paraguay beschrieben wurde, halte ich für *latomarginata* Lea, welche früher publiziert wurde, und aus Paraguay bekannt ist. Vielleicht irre ich, denn Grays kurze Beschreibung entbehrt der Figur.

Unio paraguayensis Lea.
„ *aethiops* Lea.
„ *hylaeus* Orb.
„ *parallelepipedon* Lea.
Castalina psammoica Orb.
Castalia ambigua Lam. var. *inflata* Orb.
„ *quadrilatera* Crb.
Plagiodon balzani v. Ih.
Fossula balzani v. Ih.
Glabaris trapezialis Lam.
„ *riograndensis* v. Ih.
„ *latomarginata* Lea.
„ *obtusata* Hupé (Rio Apa, v. Ih.).
„ *lingulata* Hupé.
„ *soleniformis* Orb. var. *apae* v. Ih.
Leila blainvilleana Lea.
„ *castelnaudii* Hupé.

Eine ganze Reihe von Arten fehlt in dieser Liste, welche sowohl in Bolivien in Zuflüssen des Amazonas gefunden

wurden, als auch im La Plata. Ich lasse daher zunächst noch eine Übersicht der Najaden des Amazonasgebietes folgen.

Ich bemerke dazu, daß alle von d'Orbigny und Castelnau resp. Hupé aus Bolivia angegebenen Unioniden aus dem Stromgebiete des Amazonas kommen, auch jene von Chiquitos. Unter den Philippischen Arten wird bei Ordnung der Synonymie noch manches einzuziehen sein, doch nehme ich für die mir fehlenden Arten vorläufig noch in folgender Liste alles auf. Ich bemerke dies nur, weil durch diese Vereinfachung der Synonymie offenbar die Zahl der beiden Stromgebieten gemeinsamen Arten sich relativ noch erhöht.

Ich bemerke noch, daß ich die von Clessin aus Ecuador angegebenen Arten zum Teil nicht als sicher bestimmt ansehe. So beschreibt Clessin eine *Anodonta pastasana* (Malak. Blätter N. F. Bd. I 1879 p. 173 T. XI Fig. 1), welche offenbar mit *A. subsinuata* Phil. identisch ist. Das Exemplar von Philippi war weniger bauchig und jünger, daher war das von Clessin untersuchte dickschaliger und dunkler. Das sind Unterschiede, wie sie auch an einem Fundorte zu beobachten sind; ob die etwas mehr vorstehenden Wirbel bei Clessins Exemplar zur Beibehaltung von *pastasana* als Lokalvarietät von *subsinuata* genügen, muß erst an reichlicherem Material geprüft werden.

Najaden des Amazonasbeckens.

Unio rhombeus Spix.
„ *wheatleyanus* Lea (Rio negro).
„ *suavidicus* Lea (juvenis zu voriger?).
„ *burroughianus* Lea (Bolivia).
„ *parallelepipedon* Lea (Bolivia).
? „ *multistriatus* Lea.
„ *hylaeus* Orb. (Bolivia).

Unio patelloides Lea (Amazonas).
Castalina orbignyana Hupé.
Castalia ambigua Lam. nebst var. *küsteri* v. Ih.
" *quadrilatera* Orb. (Bolivia).
Hyria avicularis Lam.
" *corrugata* Lam.
" *syrmatophora* Sow.
" *transversa* Hupé.
" *castelnaudii* Hupé.
" *rugosissima* Sow.
" *browniana* Lea.

Aplodon jaspideus Hupé (Amazonas; Bolivia).
" *guaranianus* Orb. (Bolivia).
Glabaris amazonensis Lea (oberer Amazonas).
" *wheatleyi* Lea (Pará).
" *solidula* Hupé (oberer Amazonas).
" *castelnaudi* Hupé (oberer Amazonas).
" *trigona* Spix (Amazonas; Bolivia).
" *morteniana* Lea (Bolivia; Ecuador).
" *subrostrata* Phil. (Peru).
" *ucayalensis* Phil. (Peru).
" *solidula* Hupé (oberer Amazonas).
" *incarum* Phil. (oberer Amazonas; Peru).
" *subsinuata* Phil. (oberer Amazonas; Peru).
" *schroeteriana* Lea (oberer Amazonas Hupé; Rio negro Lea).
" *obtusula* Hupé (Bolivia).
" *reticulata* Rve.
" *ensiformis* Spix (Bolivia Orb.; Guiana Lea Obs. XIII p. 27).
" *trapezia* Spix.
" *sirionos* Orb. (Bolivia).

Glabaris trapezialis Lam.
„ *exotica* Lam.
Leila esula Jan (Bolivia).
„ *spixii* v. Ih. (Amazonas).
„ *blainvilleana* Lea („Brasilien“; Ecuador t. Clessin).
„ *pulvinata* Hupé (Amazonas Hupé, Spix, Perú t. Mousson).
Mycetopus soleniformis Orb. (Bolivia).
„ *siliquosus* Spix (Bolivia).
„ *clessini* v. Ih. (Bolivia).
„ *ventricosus* Orb. (Bolivia).
„ *longinus* Spix (oberer Amazonas, Columbia, Ecuador).
„ *staudingeri* v. Ih. (oberer Amazonas).
„ *occidentalis* Clessin (Pastasa, Ecuador).
„ *falcatus* Higgins (oberer Amazonas).

Mousson (Mal. Blätter Bd. 16, 1869 p. 186) führt *Unio ellipticus* Spix aus dem Amazonasgebiet auf. Was er über die rauhe Streifung der Schale bemerkt, zeigt, daß, so wie das meistens geschah, damit *multistriatus* Lea gemeint ist. Aus Mangel an genügendem Material führe ich *Gl. reticulatus* Rve. als besondere Art an, obwohl sie vermutlich identisch ist mit *Gl. lucida* Orb. vom La Plata.

Hinsichtlich der Najaden des Amazonasgebietes hat Philippi darauf hingewiesen, daß es in Perú viele Anodonten und keine *Unio* gebe. Der Ausdruck Perú soll dabei jedenfalls nur das östlich der Anden gelegene Gebiet betreffen, denn in dem westlichen Abschnitte dieses Landes gibt es ebenso wie in Chili *Unio*- und *Chilina*-Arten, aber keine Anodonten resp. *Glabaris* und Ampullarien. Dagegen sind aus dem Ucayalifluß allerdings bisher keine Unionen bekannt geworden. Es ist jedoch irrig, daraus zu schließen, daß dem Amazonas und seinen Nebenflüssen Unionen fehlten.

Die vorliegende Liste zeigt das, und sind sowohl vom Solimões als von Rio negro und dem Madeira resp. deren Nebenflüssen *Unio*-Arten bekannt. Daß deren Zahl so gering ist, wird wohl nicht nur in stärkerem Vorwiegen der „*Anodonta*", sondern auch in schlechter Nachforschung seinen Grund haben. In der Regel scheinen nur die leichter zugänglichen Teiche und Sümpfe auf Najaden abgesucht worden zu sein. Es wäre sehr zu wünschen, daß einmal speziell den Najaden dieses Gebietes die Aufmerksamkeit zugewendet würde, wobei dann natürlich mit dem Schleppnetze in den größeren Strömen gearbeitet werden müßte.

Der auffallendste Zug an den Unioniden des Amazonas ist die reiche Entwicklung des Genus *Hyria*. Die Arten dieser Gattung sind gefunden im Amazonas und in den nördlich desselben gelegenen Gebieten, teils in den Zuflüssen des Amazonas, teils auch in anderen Flüssen, zumal von Britisch Guiana, dagegen ist noch keine *Hyria* bekannt geworden von Ecuador, Ost-Peru und Bolivia. Ebensowenig trifft man im Gebiete des La Plata und S. Francisco, kurz südlich des Amazonas *Hyria*-Arten. Diese Verbreitung weist darauf hin, daß *Hyria*, eine sonst nirgends wieder angetroffene Gattung, dem Gebiete von Guiana und seiner Umgebung entstammt. Die Gattung kann dann erst relativ spät in den Amazonas vorgedrungen sein, dessen dermaliges Gebiet ja während des größten Teiles der Tertiärzeit vom Meer bedeckt war. Es weist uns zugleich diese beschränkte Verbreitung darauf hin, daß das Gebiet, in welchem *Hyria* entstand, längere Zeit hindurch isoliert gewesen sein muß. *Hyria* ist nichts anderes als ein *Unio* und zwar ein spezifisch südamerikanischer *Unio* mit verwachsener Branchialöffnung.

Es ist nun sehr interessant, daß wir gerade in Südamerika Unionen kennen, welche als Vorläufer von *Hyria* gelten müssen. Es ist das jene schon früher erwähnte kleine Gruppe

von Unionen, bei denen die Radialskulptur *Hyria*-artig ist, indem die vor und hinter dem Wirbel gelegenen Radiärstrahlen stark konvergieren, Vförmig nach unten zusammenstoßend. Im Grunde ist das auch der Typus der Radialskulptur aller südamerikanischen *Unio* und *Castalia*, der Unterschied ist nur der, daß bei *Hyria* der Winkel ein weniger spitzer ist und daß die gegeneinander laufenden Strahlen etwas bogenförmig eingebuchtet sind. Dadurch kommt es, daß mehrere Strahlen von beiden Seiten sich treffen (V), während bei den südamerikanischen *Unio* immer nur 2 Strahlen, in der Regel der 7. und 8. oder 8. und 9. in V Form zusammenstoßen, die andern aber divergieren oder sich doch nicht treffen. Bei den obenerwähnten *Unio*-Arten nun: *U. hylaeus* Orb., *U. pfeiferi* Dkr. und *U. fluctiger* ist die Skulptur genau die gleiche, wie bei *Hyria*. Diese Unionen wird man um so eher als die Quelle anzusehen haben, aus welcher der Ursprung von *Hyria* abzuleiten ist, als eine dieser Arten *U. fluctiger* Lea in Guiana lebt. Die anderen beiden sind bei Rio de Janeiro (*U. pfeiferi*) und im Rio Paraguay und in den bolivianischen Zuflüssen des Amazonas gefunden. Diese *Unio*-Gruppe dürfte also in älterer Zeit eine weitere Verbreitung im zentralen und nördlichen Teile Südamerikas gehabt haben und es in dem inselartig isolierten Gebiete von Guiana und Umgebung zur Entwicklung der *Hyria* gebracht haben. Diese *Unio*-Gruppe ist im Paranágebiete, in Rio Grande do Sul, Uruguay, im südlichen Argentinien und in Chili nicht vertreten. Im La Plata gibt es eine ähnliche Form, *U. guaranianus* Orb., bei welcher aber die Skulptur eine andere und der Wirbel gewölbter ist. Es wird somit im La Plata diese Gruppe von Norden her im Paraguaystrom eingewandert sein, wie so viele andere Amazonasformen. Daß es sich in ihnen wirklich um Glieder der Gattung *Unio* handelt, habe ich an Exemplaren von *U. hylaeus* Orb. gesehen. Die Branchial-

öffnung ist nach unten offen. Die Kiemen sind mit ihren sekundären Lamellen allseitig angewachsen. In der inneren Kieme hatten zwei Exemplare Eier, das größere solche in Furchung, das kleinere von nur 25 mm Länge reife Embryonen mit dreieckiger an den Winkeln abgerundeter von Porenkanälen durchsetzter Schale ohne Haken.

Was man bis jetzt von den Unioniden von Guiana, Venezuela usw. weiß, ist zu dürftig, um faunistische Vergleiche zu gestatten. Im allgemeinen wird dieses Gebiet jedenfalls auch außer *Hyria* noch charakteristische Züge haben. *Unio Stevensi* Lea, *granosus* Brug. usw. sowie *Anodonta tortilis* u. a. sind dem Gebiete eigen. Im Norden desselben treten auch zentralamerikanische Typen auf, denn es kann kaum zweifelhaft sein, daß *Unio demeraraensis* Lea nahe mit *U. dysoni* Lea, *scamnatus* Morel u. a. verwandt ist, vielleicht sogar mit einer dieser Arten zusammenfällt, von denen wir oben sahen, daß sie anatomisch von den südamerikanischen Unionen verschieden sind. Sonderbar ist aber, daß auch *Glabaris ensiformis* Spix in Guiana vorkommt. Man könnte annehmen, sie sei mit *Hyria* in den Amazonas eingewandert, indes widerspricht dem der Umstand, daß sie auch in Bolivia vorkommt. Hätte sie gegen die Strömung den Amazonas bis zu seinen bolivianischen Quellflüssen aufwärts durchwandert, so müßte *Hyria* sie begleitet haben, was ja nicht der Fall ist. So scheint es mir eher wahrscheinlich, daß von Ost-Peru, Ecuador usw. her gewisse Formen nicht nur nach Süden, sondern auch nach Norden und Osten vordrangen. Noch jetzt besteht bekanntlich im Cassiquiare eine breite Wasserstraße zwischen Orinocco und Amazonas resp. Rio negro und in der Tertiärzeit werden natürlich noch wesentlich andere hydrographische Verhältnisse bestanden haben. Wir wissen, daß während der mittleren Tertiärzeit das Amazonastal vom Meere erfüllt war bis zum Fuße der

Anden, wo Boettgers Untersuchungen uns die Brackwasserfauna von Pebas haben kennen gelehrt. Damals werden auch die Llanos von Columbien und Venezuela vom Meere bedeckt gewesen sein, so daß das Hochland von Guiana als Insel abgeschlossen war. Als dann die jetzigen hydrographischen Verhältnisse sich ausbildeten, trat natürlich eine Vermischung beider Faunen ein — wie aber?

Es erhebt sich hier die wichtige Frage, ob Unioniden überhaupt stromaufwärts wandern können. Es ist klar, daß sie im Unterlaufe der Flüsse dazu imstande sein werden, ebenso auch, daß sie abwärts leicht wandern können, und daß selbst Stromschnellen und kleinere Wasserfälle ihnen kein Hindernis bereiten, wohl aber ist das natürlich in umgekehrter Richtung der Fall. Es ist durch die ganze Organisation der Muschel ausgeschlossen, daß sie eine stark abschüssige Partie des Strombettes hinaufklettern, ganz abgesehen von der gerade an solchen Stellen exzessiv gesteigerten Macht der Strömung. Die Verbreitung von *Hyria* bestätigt diese Annahme, da die Gattung wohl von Norden her zum Amazonas hinabgestiegen, nirgends aber in dessen fernere Zuflüsse hinaufgewandert ist. In gleichem Sinne ist es zu verstehen, daß von der bolivianisch-paraguayischen Najadenfauna, welche abwärts in den La Plata vorgedrungen ist, doch kein Glied im oberen Laufe des Paraná gefunden wird. Diese Verhältnisse sind überaus lehrreich und sie beweisen uns, daß, wo die heutigen hydrographischen Verhältnisse nicht zur Erklärung der geographischen Verbreitung ausreichen, nur eine andere Verteilung und Verbindung der Flüsse und Seen während der Tertiärzeit den Schlüssel liefert.

Solche andere hydrographische Verhältnisse müssen zumal auch im zentralen Brasilien und in Bolivien während jener Zeit bestanden haben, wo *Hyria* noch durch das Amazonas-

meer auf das Hochland von Guiana beschränkt blieb. Es ist klar, daß lange Zeit hindurch in den Gebieten, wo sich heute die Grenzscheiden von Amazonas und La Plata befinden, Süßwasserseen und sumpfige von Flüssen durchzogene Niederungen bestanden haben müssen, welche von einer einheitlichen Süßwassertierwelt belebt waren. Darauf weist klar die Tatsache hin, daß schon jetzt die meisten der im Rio Paraguay nachgewiesenen Najaden auch in den bolivianischen Zuflüssen des Amazonas bekannt sind. Von den oben angeführten 17 Arten von Paraguay kommen 8 auch in den angrenzenden Gebieten von Bolivia vor in Zuflüssen des Amazonas. Richtiger wäre es wohl auch, *Unio paraguayensis* Lea diesen Arten zuzurechnen, da sie kaum von *U. wheatleyanus* verschieden sein dürfte. Sehen wir aber hiervon und auch von der vermutlichen Identität von *Glabaris reticulata* und *lucida* ab, so müssen wir doch jener Liste der Paraguayarten ohne Zweifel auch jene in Bolivia usw. nachgewiesenen Arten zurechnen, welche noch nicht im oberen Laufe des Flusses, sondern nur im unteren bisher nachgewiesen wurden. Rechnen wir diese Arten *(U. burroughianus, Gl. trapezialis, trigona, mortoniana, trapezia, sirionos, Myc. siliquosus, clessini)* noch hinzu, so haben wir von 25 Arten des Rio Paraguay bereits 16, d. h. 64 % in den bolivianischen Zuflüssen des Amazonas nachgewiesen, ein Resultat, welches um so beachtenswerter ist, als einerseits erst sehr wenig in diesen Gebieten gesammelt ist, und andererseits die Artbegrenzung ziemlich eng gewählt wurde. So ist es z. B. sehr wahrscheinlich, daß sich *U. rhombeus* Spix des Amazonas als identisch mit *U. paranensis* Lea erweisen wird und ähnliches mehr, womit schon bei jetzigem Stande der Kenntnisse die Summe der identischen Spezies auf mehr als 70 % steigen würde. Auch da, wo Lücken noch vorhanden sind, handelt es sich nicht um faunistische Gegensätze. So ist z. B. *Plagiodon* bisher

noch nicht[1]) im Amazonasgebiete nachzuweisen, allein die Gattung ist selten, besteht bisher nur aus zwei Arten, die je nur in einem Exemplare bekannt sind und ist außerdem nichts als eine spezialisierte Form von *Aplodon*, einer in beiden Gebieten nachgewiesenen Gattung.

Während wir hinsichtlich der Beziehungen zwischen dem Paraguay und dem Madeira somit schon über einen reichlichen Schatz guter Beobachtungen verfügen, steht das nicht so hinsichtlich des Rio S. Francisco und des Paraná. Auch hier begegnen wir, wie wir oben sahen, einigen weit verbreiteten Arten und anderen, die dem Parahyba und Paraná gemeinsam zukommen, allein die Beobachtungen sind noch zu sparsam. Das wenige, was uns vorliegt, zeigt keine sehr nahen Beziehungen zur bolivianisch-paraguayischen Fauna an. Auffallend ist es zumal, daß die dort so stark entwickelte Gruppe der *Glab. trigona* und ihrer Verwandten ganz fehlt. Andererseits lassen sich nähere Beziehungen der Paraná-Fauna zu jener des Rio Uruguay und von Rio Grande do Sul nachweisen. Da ich Aussicht auf mehrere Sendungen aus diesen Gebieten habe, hoffe ich, später eingehender darüber handeln zu können. Hier interessiert uns vor allem die Tatsache, daß eine Anzahl Arten durch den Paraná in den La Plata und bis Uruguay und Rio Grande do Sul sich verfolgen lassen, welche in Paraguay fehlen. Es hat somit der Unterlauf des La Plata von zwei Richtungen her neue Najaden erhalten: durch den Rio Paraná und den Rio Paraguay.

Während die hervorgehobenen Tatsachen der geographischen Verbreitung unzweifelhaft feststehen, könnte bezüglich ihrer Deutung nur dann eine abweichende Meinung vertreten werden, wenn man an eine umgekehrt stromaufwärts gerichtete

[1]) Dieses ist nicht richtig. Von der Gattung *Iheringella Pils.* (*Plagiodon* Lea) kennen wir durch H. Adams eine Art *Ih. semisulcata* aus dem oberen Amazonasgebiet in Ost-Peru.

Wanderung glauben wollte. Die zahlreichen Fälle des Paraná machen dies bei gegenwärtigem Stande unmöglich. Diese Fälle, zumal der enorm mächtige 17 m hohe Salto grande, lassen selbst die Annahme einer Abwärtswanderung kaum zu, denn die unten glücklich angelangten Muscheln würden in den noch 120 km weiter in felsigen Schluchten sich fortsetzenden Stromschnellen und Fällen keine passenden Existenzbedingungen finden. Ohne Zweifel lagen in der Tertiärzeit auch in dieser Hinsicht die hydrographischen Verhältnisse anders, und erst fortgesetzte Hebungen werden die jetzt bestehenden Terrainschwierigkeiten geschaffen haben. Der Annahme einer Aufwärtswanderung steht auch der Umstand entgegen, daß in der Miocänzeit Entrerios Meeresboden war. Vermutlich hing dieser weit ins Innere eindringende Meerbusen zeitweise mit den Amazonasbecken zusammen. Brasilien wäre dann, und das ist ja auch die allgemeine Annahme, längere Zeit hindurch Insel gewesen. Die Süßwasserfauna dieses alten Brasiliens konnte, als die Meere zurückwichen, sich über die neu auftauchenden Gebiete ausbreiten, und so erklärt sich die Verbreitung einer Reihe von Arten über das enorme Gebiet der Flüsse Rio S. Francisco, Paraná, Amazonas und Paraguay.

Wäre dieser Zusammenhang der Binnenwässer ein sehr lang anhaltender, allseitiger gewesen, so hätte er zu einem völligen Austausche der Faunen führen müssen. Das ist aber nicht der Fall. Wir finden eine Anzahl Arten des archibrasilischen Gebietes, wie man dieses vom Rio S. Francisco zum Rio Paraná reichende alte brasilianische Gebiet nennen kann, in Paraguay, La Plata und Amazonas wieder, aber die bolivianische Amazonastypen fehlen in Archibrasilien. Es wird also die Scheidung in die jetzt getrennten Flußgebiete des zentralen Brasiliens früher erfolgt sein, als der Eintritt der peruanisch-bolivianischen Süßwasserfauna in den Paraguay.

Die so weitgehende Übereinstimmung der Süßwasserfauna von Bolivien und Paraguay macht es wahrscheinlich, daß der Zusammenhang der Gewässer in der bolivianischen Tiefebene die Tertiärzeit überdauert hat. Bekanntlich dehnen sich in der bolivianischen Tiefebene und weiterhin in Matto-Grosso zahlreiche Seen und Sümpfe aus, welche zur Zeit der Überschwemmung einen vollständigen Süßwasserozean darstellen. Ich kann mich der Vermutung nicht erwehren, daß hier zur Zeit der Überschwemmung auch gegenwärtig noch zeitweise eine Verbindung der Gewässer des Amazonas und des La Plata statt hat. Sollte dies aber auch irrig sein, so wird doch der von uns erschlossene Zusammenhang keinesfalls sehr weit zurück zu verlegen sein. In dieser Hinsicht haben sich durch Fl. Ameghinos Forschungen wichtige Resultate ergeben. Der genannte argentinische Forscher hat sich zwar wesentlich nur um fossile Wirbeltiere bekümmert, dabei aber auch mancherlei an Konchylien aus Süßwasserablagerungen gesammelt. Dieselben haben das von mir aus zoogeographischen Gründen erschlossene Ergebnis vollkommen bestätigt, wonach *Glabaris* und Verwandte sowie *Ampullaria* der argentinischen Fauna ursprünglich fremd und erst relativ sehr spät eingewandert sind.

Die Pampasformation hielt man bis vor kurzem fast allgemein noch für pleistocän. Es ist aber nachgewiesen, daß Säugetiere der Pampasformation in Nordamerika in Ablagerungen vorkommen, welche von unzweifelhaft pliocänen marinen Schichten bedeckt sind. Die Pampasformation ist also pliocän. Während aber in den älteren Formationen und noch in unteren und mittleren Pliocän von Süßwasserkonchylien nur die Gattungen *Unio*, *Corbicula*, *Chilina*, *Paludestrina*, *Succinea* vertreten sind, erscheinen im Lujanense, dem oberen Pliocän, zuerst *Ampullaria* und laut brieflicher Mitteilung Ameghinos auch *Glabaris*. Alle diese der alt-

argentinischen Fauna fremder Elemente werden also wohl gleichzeitig ihren Einzug in die zahllosen Seen, Sümpfe und anderen süßen Gewässern gehalten haben, in denen sich die Pampasformation, von Wind, Regen und Überschwemmungen unterstützt, ablagerte.

In älteren Zeiten bildete offenbar Argentinien und Chili ein einheitliches faunistisches Gebiet, für welches ich den Namen Archiplata vorgeschlagen habe. Ich komme hier eingehender auf ein Thema zu sprechen, über welches ich schon an anderer Stelle[1]) kurz meine Erfahrungen mitgeteilt habe. Werfen wir zunächst wieder einen Blick auf die Najaden. Es tritt uns da die Tatsache entgegen, daß von den chilenischen *Unio*-Arten die meisten auch in Patagonien, Uruguay und Rio Grande do Sul leben. *Unio rhuacoicus* Orb. besitze ich in einem von d'Orbigny selbst so bezeichneten Exemplare von Montevideo, welches absolut identisch ist mit *U. auratus* Sws. Beide Arten fallen zusammen. D'Orbigny vermochte diese Art von einer sehr ähnlichen, die er *faba* nannte, nicht recht zu trennen. Letztere Art ist nun im Rio Grande do Sul häufig und sie unterscheidet sich von *rhuacoicus* leicht durch die längeren lamellaren, dünnen Kardinalzähne. Es gibt in Chili sehr ähnliche Exemplare.

Unio lepidior Lea von Uruguay ist identisch mit *U. diplodon* Phil., beide nur eine Varität des chilenischen *U. atratus.* Eine andere Spezies, die zu beiden Seiten der Anden vorkommt, ist *Unio frenzeli* sp. n., die ich von Dr. Frenzel erhielt und die aus Patagonien stammt. Ich erhielt sie von Sowerby als *fragilis* Sws. von Patagonien und als *atratus* Sws. von Chili. Beide Bestimmungen scheinen mir falsch.

---

[1]) H. v. Ihering, Die geographische Verbreitung der Flußmuscheln, „Ausland" 1890 p. 941—944 sowie p. 968—973. — Ferner: Über die alten Beziehungen zwischen Neu-Seeland und Südamerika. „Ausland" 1891 p. 344—351.

wesentlich ist hier aber nur, daß eben diese Art zu beiden Seiten der Anden vorkommt. An diese identischen Arten schließen andere nahe verwandte sich an. *Unio koseritzi* Clessin vom Rio Grande do Sul ist wohl nur eine etwas kleinere Varietät von *Unio montanus* Phil. Dem chilenischen *U. casablancae* Phil. entspricht eine argentinische Art mit lamellaren Zähnen, die ich für *piceus* Lea halte und auch *U. aethiops* Lea ist sehr ähnlich.

Die Übereinstimmung der Süßwassermollusken beschränkt sich nicht auf die Unionen. Auch *Limnaea viator* lebt in Patagonien und Chili, ebenso *Planorbis peregrinus* Orb., *Succinea meridionalis* Orb. u. a. Es ist mir nicht alles diesbezügliche völlig bekannt, doch ist z. B. wohl kaum zu bezweifeln, daß *Physa rivalis* Sow., eine am La Plata und in Südbrasilien gemeine Art, die auch in Lima vorkommt, auch in Chili nicht fehlen wird. Hat man erst einmal diesen Verhältnissen die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt, so werden sich ohne Zweifel noch manche Tatsachen ergeben, die mir jetzt entgehen. So kenne ich von der Gattung *Chilina* noch keine Art, welche zu beiden Seiten der Anden nachgewiesen wäre. Und doch ist diese Gattung *Chilina* eine der Charakterformen von Archiplata. Dieselbe ist außerhalb des Archiplatagebietes nirgends lebend oder fossil bisher nachgewiesen. *Chilina*-Arten kommen vor in Chili und dem westlichen Peru, sodann in Patagonien, am La Plata, in Uruguay, Rio Grande do Sul und in St. Catharina. Auch die in Argentinien und Rio Grande do Sul so häufig vertretene Gattung *Paludestrina* kommt in Chili vor.

Die Verbreitung von *Chilina* charakterisiert sehr gut das Archiplatagebiet, ist aber keineswegs dessen einziges und hauptsächlichstes Charakteristikum. Wesentlich sind hierfür auch die Dekapoden. Aus Westperu scheint bisher nichts von diesen Krebsen bekannt zu sein, aus Chili kennt man

die Gattungen *Parastacus* und *Aeglea*. Beide finden sich auch in St. Catharina und Rio Grande do Sul, sowie in Uruguay und Argentinien, nicht dagegen bei Rio de Janeiro oder in anderen nördlichen Gebieten Südamerikas. Von *Parastacus* sind mir in Rio Grande do Sul drei Arten bekannt geworden; ich hoffe, dieselben mit den Typen von Philippis verschiedenen Arten aus Chili vergleichen und dann darüber berichten zu können. Von *Aeglea* kommen in St. Catharina zwei Arten vor, eine davon ist *Aeglea laevis* Leach, die auch in Rio Grande do Sul und Uruguay vorkommt und in Chili. Weder v. Martens noch Berg haben bei Vergleichung mit chilenischen Exemplaren Unterschiede gefunden. Dort wie hier ist der Krebs mit demselben Parasiten: *Temnocephala chilensis* Gay besetzt.

Die niedre Tierwelt der Binnenwässer von Chili ist ganz unbekannt. Jene Argentiniens ist neuerdings von J. Frenzel studiert worden. Je tiefer man in der Stufenleiter der Tierwelt hinabsteigt, umsomehr stellen sich kosmopolitische Formen ein. Vielfach ist deren weite Verbreitung sicher der Verschleppung durch Wasservögel zuzuschreiben, allein daneben spielt sicherlich auch ein seit der Sekundärepoche und wohl noch länger über alle Gewässer der Erde verbreiteter Grundstock von altkosmopolitischen Gattungen und Arten eine große Rolle. Von kosmopolitischen Gattungen treffen wir in der gemeinsamen Archiplatafauna die Gattungen *Planorbis, Limnaea, Physa, Ancylus, Pisidium, Succinea,* denen sich als nahezu kosmopolitisch *Unio, Corbicula* resp. *Cyrena* usw. anreihen. Das alles sind alte, seit dem Jura und zum Teil schon viel länger lebende Gattungen, die uns schon den Satz erläutern, daß kosmopolitische Gattungen sehr alte sind.

Im Gegensatze nun zu dieser weiten Verbreitung der kosmopolitischen Gattungen fehlen in Chili diejenigen jüngeren Gattungen, deren Vertreter erst in der Tertiärperiode

erscheinen oder kurz zuvor. So fehlen außer *Unio* alle anderen Gattungen südamerikanischer Najaden in Chili gänzlich, ebenso die Gattung *Ampullaria*, und dieses Verhältnis tritt uns auch in anderen Gruppen entgegen und zeigt uns, daß zur Zeit, als jene der Archiplata-Fauna ursprünglich fremden Elemente ihren Einzug in Argentinien hielten, die Anden als Wasserscheide bestanden und das Vordringen in die chilenischen Gewässer verhinderten.

Hinsichtlich des Alters und der Hebung der Anden sind die Ansichten noch sehr geteilt. Die Existenz mariner Reste in den Anden bis zu Höhen von 4000 m glaubte die Sueßsche Theorie durch die Annahme von entsprechenden Schwankungen im Niveaustande des Ozeans erklären zu können — eine Annahme, die, wie schon das Vorhergehende klar macht, vom Standpunkte der zoogeographischen Betrachtung aus als mit den Tatsachen unvereinbar außer Erörterung bleiben muß, was umso eher angeht, als ihr auch von geologischer Seite durch Ochsenius u. a. der Boden entzogen wurde. Während nun Ochsenius namentlich auf solche Erscheinungen hinweist, welche neuere und noch fortschreitende Hebungsvorgänge erhärten, vertritt Ameghino den entgegengesetzten Standpunkt, indem er die Abwesenheit von Edentaten in Chili als Beleg dafür heranzieht, daß schon in der ersten Hälfte der Tertiärzeit die Anden für diese Säugetiere eine unüberschreitbare Schranke bildeten. Wäre die Tatsache selbst gesichert, so müßte man Ameghino beistimmen, allein ich zweifle nicht, daß alttertiäre Säugetiere auch in Chili noch gefunden werden. Die schon von Ochsenius herangezogene tertiäre Flora der Anden, zum Teil in sehr bedeutender Höhe von ihm gesammelt, ist jetzt von Engelhardt bearbeitet. Es geht daraus hervor, daß die Anden damals eine rein tropische, üppige Urwaldvegetation trugen, deren Gattungen und selbst Arten heute in den brasilianisch-bolivianischen

Walddistrikten angetroffen werden. Nur die Gattung *Fagus* repräsentiert ein Element gemäßigter Breiten, sonst sind es alles tropische Gattungen.

Als Tatsache wird man sonach es anzusehen haben, daß da, wo heute die Anden sich erheben, zur Jurazeit Meer sich befand. Während der Kreidezeit bildete sich als eine schmale Landzunge an der Stelle der Anden die erste Anlage des Gebirges, im Norden abgeschlossen durch das Meer, dessen Anwesenheit noch in der Kreidezeit seine Ablagerungen in dem bolivianisch-peruanischen Teile der Anden verraten. In der Tertiärzeit schloß sich mehr und mehr Land an diesen somit immer breiter werdenden Streifen an und in der eocänen Zeit trat dieses Landgebiet mit dem Hochlande von Guiana, vielleicht zeitweise auch mit Brasilien in Verbindung, eine Brücke bildend, auf welcher ein Austausch südamerikanischer und altweltlicher Säugetiere sich vollzog. Die ältesten plazentalen Säugetiere Argentiniens resp. Patagoniens knüpfen an jene der alten Welt an, nicht an jene Nordamerikas. Namentlich die charakteristischen Nagetiere Südamerikas fehlen in Nordamerika, sind aber in Europa durch die Theridomyiden repräsentiert. Ein Austausch von Säugetieren zwischen Nord- und Südamerika fand erst seit Beginn der pliocänen oder schon am Ende der miocänen Formation statt, bis dahin waren beide Amerika getrennt, wobei vermutlich der äußerste Norden Südamerikas ebenso wie Zentralamerika und Westindien sich näher an Mexiko anschlossen. Die lange Trennung beider Faunen bis zur Pliocänformation ist es aber, welche die Schuld an jener enormen Verschiedenartigkeit beider Faunen trägt, die noch heute so auffällig ist, trotzdem seit dem Ende der miocänen Formation immerzu ein reger gegenseitiger Austausch bestand.

Dieser Austausch macht es vielfach schwierig, die früher getrennten zoogeographischen Regionen im einzelnen nach-

zuweisen, wenigstens für die Landtiere — für die Süßwasserfauna ist dagegen der Unterschied noch heute fast ebenso groß, wie in der älteren Tertiärzeit. Während Nordamerika mit den europäischen Gewässern die Menge der Cypriniden gemein hat, fehlen diese in Südamerika völlig und sind da ersetzt durch Chromiden, Characiniden u. a. in Afrika reich vertretene Gruppen. Auch die Najaden von Südamerika schließen sich aufs innigste an jene Afrikas an, sind aber enorm verschieden von jenen Nordamerikas und dieser Gegensatz in den Najaden stammt schon aus der Sekundärepoche, denn White hat für die Laramieregion den kontinuierlichen Zusammenhang der bekannten nordamerikanischen Unioniden mit Formen der Kreide und des Eocänes nachgewiesen. Im Gegensatze dazu haben jene knotigen Unioniden, welche der nordamerikanischen Fauna ein so eigentümliches Gepräge geben, und die auch in China und im Tertiär in Europa vertreten sind, keine Repräsentanten in Südamerika und in Afrika. Ohne Zweifel stammen auch die nordamerikanischen Unionen von Arten mit radiärer Skulptur des Wirbels ab, und Reste davon haben sich noch vielfach auf dem Schild erhalten. Wie bei *Trigonia*, wird auch bei *Unio* die Knotenskulptur das spätere sein, an Radialskulptur anknüpfend. Die gemeinsamen Grundformen aller Unionen, die sich in Südamerika, Neuseeland usw. rein erhalten haben, können aber nur in der Juraformation oder früher gesucht werden und schon in der Kreideformation resp. bei deren Ausgang sind gewisse zoogeographische Gegensätze, zumal in Amerika, wohl entwickelt gewesen.

An diesem alten Gegensatze zwischen Nord- und Südamerika hat die ergiebige seit dem Beginn der Pliocänperiode bestehende Verbindung beider Amerika nichts oder sehr wenig geändert. Und diese Verbindung muß früher weit massiger gewesen sein. Abgesehen von Säugetierfunden ist auch ein

Unio, U. scamnatus Morel. nach Lea sowohl in Kuba als in Honduras gemein. Es scheint mir, daß diese Tatsache nicht hoch genug angeschlagen werden kann. sie beweist uns, daß schmale Landbrücken und vorübergehende Verbindungen auf die Süßwasserfauna kaum Einfluß haben. Im Gegensatze aber weist eine nahe Verwandtschaft in der Süßwasserfauna auf einstigen Zusammenhang der Gewässer hin, auf breite, reichlich und mannigfach bewässerte Zwischenländer. Die Tatsache, daß auch Unioniden gelegentlich einmal durch eine Ente oder Schildkröte, an deren Fuß oder Kiefer sie sich festklemmten, verschleppt werden können, darf angesichts solcher Tatsachen nicht überschätzt werden. Ebensowenig, wie solche Verschleppungen von Wasser zu Wasser in Zentralamerika und von da nach Südamerika nachweisbar sind, ebensowenig hat über die Anden ein solcher Tausch stattgefunden, trotzdem, wie wir sehen, die Anden erst relativ spät ihre beträchtliche Höhe erreichten und in der Mitte der Tertiärzeit noch ein von üppigster Tropenvegetation überkleidetes Mittelgebirge darstellten.

Der einzige Einwurf, den man diesen Darlegungen entgegenstellen könnte, ist die weite Verbreitung von *Ampullaria*-Arten von Süd- bis Nordamerika. Nun liegt aber hinsichtlich *Ampullaria* der Fall wesentlich anders, als bei *Unio*, denn *Ampullaria* ist eine relativ junge Gattung, die kaum über die Tertiärzeit hinausreicht. In den Süßwasserschichten der „Kreide“ von Bahia fehlt *Ampullaria* noch. Statt ihrer finden sich nach White[1]) Vertreter der nordamerikanischen Gattungen *Lioplacodes* und *Pleurocera*. Diese Bestimmungen

[1]) Charles A. White, Contribuições à paleontologia do Brazil. Archivos do Museu nacional Rio de Janeiro, Vol. VII, 1887. — Nach O. Behrendsen, Zur Geologie des Ostabhanges der argentinischen Kordilleren, Zeitschr. d. deutsch. geolog. Ges., Jahrg. 1881 p. 378, sind diese vermeinten Kreideschichten eocän.

scheinen mir nicht recht sicher, namentlich die vermeintlichen *Pleurocera* halte ich für *Pachychilus*-Arten. Dagegen sind unter den von White beschriebenen Naticiden viele, die sehr an Ampullarien erinnern; *Lunatia subhumerosa* White ähnelt ausnehmend der *Ampullaria canaliculata* Lam. Eine andere dieser Naticiden ist mit *Tylostoma torrubiae* Sharpe aus der spanischen Kreide identisch. Jedenfalls haben wir es da mit weitverbreiteten marinen Formen zu tun, welche den Ausgangspunkt für *Ampullaria* gebildet haben können, und deren Verbreitung über Nord- und Südamerika, sowie über die alte Welt bis nach Australien, nicht überraschen kann. Die Entstehung der Ampullarien und ihre Anpassung an das Süßwasser fällt eben in eine relativ späte Zeit, in den Beginn des Tertiäres. Nach Archiplata, nach Neu-Seeland und Polynesien, die zu jener Zeit bereits von diesen Ursprungsgebieten der Ampullarien abgetrennt waren, gelangten daher keine Ampullarien. Spät erst erreichten sie Archiplata, und ihrem Vordringen nach Chili war dann durch die Anden eine Schranke gesetzt. Mit den übrigen, von Norden her gen Süden vordringenden Mollusken kamen die Ampullarien auch nach Rio Grande do Sul. Alle diese La Plata-Ampullarien gehören Typen an, die im Norden bis zum Amazonas weit verbreitet sind, und es ist die Frage, ob überhaupt irgend eine einzige *Ampullaria* im La Plata-Gebiete existiert, welche im Amazonasgebiete nicht auch vorkommt. Mehrere dieser weit verbreiteten Arten reichen selbst bis Mexiko und den Antillen. Da mit dieser enormen Verbreitung eine entsprechende der Najaden nicht Hand in Hand geht, so scheint mir das Verhältnis nur begreiflich, wenn man bedenkt, daß die Anpassung an das Süßwasserleben gleichzeitig an verschiedenen Punkten und bei marinen Arten von sehr weiter Verbreitung begann.

Daß die erst in der letzten Hälfte der Tertiärzeit bis Rio Grande und zum La Plata vordringenden Ampullarien

keine besonderen Arten im Süden aufweisen, ist hiernach nicht überraschend. Sonderbar aber ist, daß im Gegensatz zu den bis zum Amazonas reichenden Arten von Rio Grande do Sul an dessen Grenze in St. Catharina eine besondere Art auftritt, *A. sordida* Sws (= *intermedia* Sow.), welche von da an bis über Rio de Janeiro hinaus vorherrscht resp. wenigstens im Süden die einzige Vertreterin der Gattung ist, und welche im Amazonas fehlt. St. Catharina muß daher in seinen geographischen Beziehungen mehrfachem Wechsel unterlegen haben, da es einerseits an der Archiplatafauna teil nimmt, andererseits aber auch als ein Teil des brasilianischen Littorales erscheint. Die Übereinstimmung der Süßwasserfische in den mancherlei kleinen Küstenflüssen des östlichen Brasiliens macht es überhaupt wahrscheinlich, daß von hier aus einst weit in den Ozean hinein sich Land ausdehnte, ein Teil jener Atlantis, ohne welche wir weder die Übereinstimmung der Süßwasserfauna und Flora von Brasilien und Guiana mit jener Afrikas begreifen, noch auch die Beziehungen der alttertiären Säugetierfauna zur altweltlichen statt zur nearktischen erklären können.

Wie sehr auf diesen Gebieten noch Klärung nötig ist, zeigt der Gegensatz, in welchem diese Resultate zu denen einer anderen zoogeographischen Studie stehen, jener von P. Oppenheim „Die Land- und Süßwasser-Schnecken der Vicentiner Eocänbildungen“[1]). Auf Grund der Beobachtung, daß die bis zum Eocän in Europa nachweisbaren afrikanischen Beziehungen dann aufhören, während südamerikanische u. a. Typen vorwiegen, schließt Oppenheim, daß die Theorie der Atlantis unbegründet sei. Mir scheint der Grund unserer so verschiedenartigen Ergebnisse vor allem darin zu liegen, daß Oppenheim Begriffe, welche den heutigen tiergeographischen

[1]) Denkschriften der Math. nat. Klasse der k. k. Akad. d. Wissensch., Wien, Bd. 57, 1890.

Verhältnissen entnommen sind, vielfach in eine Epoche hineinträgt, wo sie nicht hingehören. Meines Erachtens berücksichtigt man bisher viel zu wenig, daß ein sehr großer Teil unserer Land- und Süßwasserschnecken in früherer Zeit kosmopolitisch verbreitet waren, so daß ihre heutige zerrissene oder reduzierte geographische Verbreitung kein Recht gibt, von australischen, afrikanischen usw. Typen zu reden.

Wie kann z. B. *Columna* ein afrikanisches Element repräsentieren, wenn es tertiär auch in Nordamerika sich fand? *Clausilia* fehlt heute der nearktischen Region, war aber tertiär dort vertreten. Eine Gruppe kommt sogar im nördlichsten Südamerika vor, vielleicht über Zentralamerika dahin vorgedrungen und dann fehlte *Clausilia* wohl dem atlantischen Kontinente. Wie leicht aber mögen fossile Funde auch hier weitere Verbreitung in alter Zeit lehren! Ein sehr instruktives Beispiel dieser Art liefert Oppenheim selbst, indem er im Eocän *Partula* nachweist. Wenn er aber dann *Partula* als Repräsentanten des polynesischen Elementes im europäischen Eocän gelten läßt, so ist das unrichtig, denn *Partula* ist eine in älterer Zeit offenbar über die ganze Erde verbreitet gewesene Gattung, von der sich aber nur in der Südsee noch lebende Reste erhielten. Es wird das bewiesen durch den Nachweis miocäner *Partula*-Arten in Florida, den zuerst Heilprin 1887 beibrachte. Dall[1]) erkennt zwar die Tatsache später auch an, hält es aber für unwahrscheinlich, daß ein so moderner Type wie *Partula* im Miocän vorkommen solle, stellte die Arten daher zu *Bulimulus*, wozu übrigens andere Autoren *Partula* als Subgenus ziehen. Ein Zeichen, wie sehr selbst unsere hervorragendsten Fachgenossen noch von Wallaceschen Irrlehren eingenommen und an un-

---

[1]) W. H. Dall, Contributions to the tertiary Fauna of Florida. Transact of the Wagner Free Institute of Science Philadelphia. Vol. 3. 1890 p. 5.

befangener Würdigung der klaren Tatsachen verhindert sind! Daß *Achatinella* ebenfalls außerhalb Polynesiens mesozoisch oder tertiär nachgewiesen werden wird, kann nur eine Frage der Zeit sein. Der Rest von noch nicht als kosmopolitisch nachgewiesenen Gattungen ist für die Binnenconchylien Polynesiens schon jetzt kleiner, und fast alle die kosmopolitischen Gattungen sind seit dem Jura bekannt, ein Zeichen dafür, daß Polynesien eine uralte, schon in der mesozoischen Epoche isolierte Festlandsfauna besitzt, und nicht eine von Treibholz und Eisbergen im Sinne von Wallace kompilierte. Es ist mir eine besondere Genugtuung, mich hierin mit Dr. Oppenheim ganz einverstanden zu wissen, und ich denke, daß die scheinbar zwischen unserer Darstellung bestehenden Gegensätze in dem hier angedeuteten Sinne sich müssen aufheben lassen. Wenn White Recht hat, daß die charakteristische Süßwasserfauna von Nordamerika dort bis in die mesozoische Epoche zurück verfolgbar ist als endemisch, und wenn andererseits für Archiplata meine Darstellung richtig ist, so kann lediglich die Annahme einer alten Landverbindung zwischen Afrika und Brasilien die Übereinstimmung beider Gebiete in der Süßwasserfauna erklären.

Die Opposition gegen diese Ansicht stützt sich vor allem auf den Widerspruch von Wallace, trotzdem diese Opposition eine ganz unklare ist. Wenn Wallace sich Lemurien gegenüber minder ablehnend verhält, die relativ spät erfolgte Abtrennung der Antillen und von Madagaskar nicht bezweifelt, so ist doch nicht einzusehen, warum eine Senkung, die schon in der Zeit der eocänen oder oligocänen Formation beginnt, nicht sehr viel größeren Umfang angenommen haben kann. Wallace läßt ferner außer acht, daß zur Zeit dieser Trennung diejenigen Gruppen des Tierreiches, welche seinen Betrachtungen zumeist zugrunde liegen, Säugetiere und Vögel, fast

ausschließlich durch heute erloschene Typen vertreten waren. Will man daher diesen alten Verbindungen nachspüren, so muß man sich an diejenigen Gruppen halten, welche bereits in der mesozoischen Epoche in heute noch lebenden Gattungen reichlich entwickelt waren. Das hat Wallace nicht getan, zumal die Süßwasserfauna hat er ganz außer acht gelassen — und doch ist sie das beste, vielfach sogar das einzige Mittel, um die geographischen Verhältnisse der älteren Epochen zu rekonstruieren. Ist es nicht beachtenswert, wenn einer der gründlichsten Kenner fossiler Süßwasserfaunen Ch. White (l. c. p. 233) sagt; That the living types of fresh water molluske have come down to the present time from remote geological periods almost unchanged.“ Nun vergleiche man einmal die Einteilung der Süßwasserprovinzen, welche Günther für Süßwasserfische gewonnen, und die Resultate meiner Studien über geographische Verbreitung der Süßwassermollusken, und dann frage man sich, ob eine Behandlungsweise zoogeographischer Fragen, welche alle diese Gruppen, überhaupt die ganze Süßwasserfauna außer acht läßt, die Atlantisfrage mit irgend welcher Aussicht auf Erfolg beurteilen kann.

Fassen wir die Ergebnisse nach dieser Hinsicht zusammen. Die Archiplatafauna schließt sich an jene von Neu-Seeland und Australien an. Letzterer Erdteil hat tertiär so viele Veränderungen und westliche Zuwanderer erhalten, daß diese Beziehungen vielfach verschleiert worden sind. Neu-Seeland hat sie reiner bewahrt, worauf ich zurückkomme. Sowohl die Mollusken wie Süßwasserfische und Süßwasserkrebse ergeben übereinstimmend dieses Resultat, welches zuerst Hooker für die Flora, später Hutton für die Fauna erörtert hatte, und welches in Südamerika außer mir auch Moreno und Ameghino erkannten. Die alte Archiplatafauna hat keinerlei nähere Beziehungen zu jener des übrigen Südamerika und die paläontologischen Funde zeigen, daß

erst in der Tertiärzeit das nördliche oder Amazonaselement seinen Einzug hielt.

In Nordamerika erweist sich die Süßwasserfauna als ein Glied jener der holarktischen Region. Mancherlei spezielle Eigentümlichkeiten drücken der nearktischen Subregion ein spezielles Gepräge auf, allein dieses vermindert sich bei der Berücksichtigung auch der fossilen Formen. Es muß somit in der mesozoischen Epoche eine breite Landverbindung mit gemeinsamen Stromsystemen die nearktische und paläarktische Subregion vereinigt haben. Auch in Nordamerika wie in Archiplata geht geologisch diese Süßwasserfauna weit zurück. Für viele der charakteristischen Arten hat White die Stammformen in der Laramieregion nachweisen können. Es handelt sich also in Nordamerika wie in Archiplata um eine altansässige Süßwasserfauna, die sich bis in die mesozoische Epoche zurück verfolgen läßt.

Zwischen diesen beiden Süßwasserfaunen nun treffen wir eine von beiden total verschiedene, welche die innigsten Beziehungen zur afrikanischen aufweist. Sind auch verwandte erloschene Gattungen von Muteliden vermutlich einst über die ganze Erde verbreitet gewesen, so sind doch die conchyliologisch nicht trennbaren Gattungen *Glabaris* und *Spatha* jetzt auf diese Gebiete beschränkt, deren Najaden auch sonst die vielfachsten Analogien aufweisen. Auch die Süßwasserfische verhalten sich übereinstimmend. Nordamerika schließt sich Eurasien, Archiplata Neu-Seeland an und das Amazonas Element an Afrika. Auf diese beiden Regionen sind die Pimelodinen, Characiniden und Chromiden beschränkt und diese Verwandtschaft wäre noch auffallender, wenn nicht Afrika nach Aufhebung der Beziehung mit Südamerika in näherer Verbindung mit der holarktischen und indischen Region getreten wäre, dadurch u. a. auch zu zahlreichen Cypriniden kommend. Ob es identische Spezies noch zwischen Afrika und Süd-

amerika gibt, ist für Fische und Mollusken noch nicht erwiesen oder unwahrscheinlich, aber in der Süßwasserflora haben sich solche identische Spezies erhalten wie die weit verbreitete *Pistia stratiotes* und eine im Innern Afrikas und Südamerikas vorkommende Pontederie, *Eichhornia natans.* In Chili fehlen die Pontederien und Nymphaen ganz, sie sind auch nach Argentinien wohl erst mit den Ampullarien, *Glabaris* usw. gekommen.

Angesichts dieser Tatsachen gibt es keine andere Erklärung, als die einer alten Landverbindung zwischen Brasilien und Guiana einerseits und Afrika andererseits. Jeder Versuch, die eigenartige Süßwasserfauna Archibrasiliens und Archiguianas von Norden oder Süden her einwandern zu lassen, scheitert an den entgegenstehenden zoogeographischen und paläontologischen Tatsachen. Nur eine mesozoische bis ins Eocän, vielleicht sogar ins Oligocän erhaltene Landverbindung zwischen Afrika und dem Amazonasgebiete, die Atlantis Ungers, vermag diese überraschenden Tatsachen zu erklären. Trotz des scharfen Urteils von Wallace bleibt diese Erklärung die einzige wissenschaftlich begründete, wobei allerdings die ganze Grundlage der Diskussion zum Teil erst von mir geschaffen wurde und eine von der Wallaceschen total differente ist. Wo sich Widersprüche ergeben, die so fundamental sind, wie die zwischen Wallace und den Ergebnissen meiner Süßwasserstudien, muß eine befriedigende Erklärung notwendig zu finden sein, und sie liegt darin, daß Wallace nur Gruppen berücksichtigt hat, deren Verbreitung in das Tertiär fällt, wogegen die Hauptgrundzüge für die geographische Verbreitung der Süßwasserfaunen schon in der mesozoischen Epoche geschaffen waren.

Werfen wir nun einen Blick auf die ehemalige Ausdehnung von Archiplata und seine Fauna. Ich bemerkte oben, daß die Stelle der Anden während der Zeit der Jura

und zum Teil auch der Kreideformation vom Meere eingenommen war. Trotzdem darf man sich nicht vorstellen, daß es damals nirgends Land gab im Archiplata. Vermutlich hat es in diesen Gegenden, seit hier in Argentinien und Chili wie in Rio Grande die Vegetation der Carbonflora oder einer ihr unmittelbar folgenden Formation abgelagert wurde, stets Land gegeben, wenn auch in einer uns wohl noch auf lange verschlossenen, vielfach wechselnden Art und Weise. Die Archiplatafauna enthält im wesentlichen Formen, die bis zum Jura zurückgehen oder weiter. Nur ein großer reich bewässerter antarktischer Kontinent kann die Übereinstimmung in der Süßwasserfauna so entlegener Gebiete, wie Chili und Neu-Seeland, erklären. Immerhin ist diese Übereinstimmung keine komplette, teils sind die Spezies andere, teils auch die Gattungen. Die Parastaciden scheinen nicht über die ganze südliche Hemisphäre verbreitet gewesen zu sein, wie die Astaciden über die nördliche: die Gattungen sind in Chili, Australien und Neu-Seeland verschieden. Die Gattungen *Chilina* kennt man bisher nur aus Archiplata, wo sie möglicherweise aus Auriculiden entstand, einer in Archiplata fehlenden, sonst kosmopolitischen Familie. Es geht danach nicht an, sich vorzustellen, daß Archiplata seine Süßwasserfauna etwa aus Neu-Seeland durch Einwanderung erhalten hätte. Es handelt sich vielmehr um Bruchstücke eines mesozoischen pazifischen Kontinents — mittelpazifisch oder antarktisch, das bleibt zu untersuchen —, der eine mehr oder minder einheitliche Süßwasserfauna besaß. Es muß daher schon in der mesozoischen Epoche im Süden von Südamerika Land gegeben haben.

Die Ausdehnung des alten Archiplatagebietes wird uns am besten durch die Gattungen *Chilina* und *Parastacus* erläutert. Erstere kommt in Patagonien, Chili und dem westlichen Peru vor, sodann am La Plata, sowie in Rio Grande do Sul und St. Catharina. Ungefähr ebenso wird wohl die Verbreitung von

Parastacus sein; diese Krebse sind in St. Catharina, Rio Grande do Sul, Uruguay, Argentinien (Corrientes) und Chili konstatiert. In allen diesen Gegenden finden sich auch Arten von *Aeglea*. Dagegen sind die Trichodactyliden offenbar ein brasilianisches Element, das zwar in St. Catharina durch Trichodactylen, in Rio Grande do Sul durch *Sylviocarcinus* Vertretung hat, aber offenbar infolge nördlicher Einwanderung, da es in Patagonien und Chili fehlt. Von den Unionen sprach ich schon. Auffallend ist es mir, daß diese gemeinsamen Spezies wie *U. auratus* und Verwandte in Rio Grande und St. Catharina vorzugsweise die Gebirgsbäche bewohnen, während im Unterlauf der Flüsse und den Sümpfen usw. das eingewanderte Element vorwiegt. So haben diese Bäche auch in Südbrasilien ihre besonderen *Chilina*-Arten, während im breiten Guahyba die La Plataart *fluminea* Mat. sich findet. In diesen Gebirgsbächen trifft man u. a. auch in Rio Grande *Chilomycterus*-Arten, neben *Gobius* der einzigen Süßwassergattung, welche von Fischen in Rio Grande und Chili gemeinsam vorkommen. Da allerdings noch die zu einer Subfamilie gehörigen Gattungen *Nematogenys* und *Heptapterus* in Chili und Rio Grande vorkommen, wird man wohl die ganze Gruppe der *Siluridae opisthopterae* als ursprüngliches Archiplataelement in Anspruch zu nehmen haben. Unter den Eidechsen sind die in Rio Grande do Sul vorkommenden Gattungen *Urostrophus*, *Saccodeira*, *Liolaemus* über das ganze Archiplatagebiet verbreitet, fehlen aber nördlich desselben. Urodelen gibt es nirgends im Archiplatagebiete, doch fehlen diese auch dem übrigen Südamerika und Afrika, mit Ausnahme von zwei über den Isthmus nach Columbien vorgedrungenen Arten von *Spelerpes*. Von Batrachiern fehlen Archiplata-Raniden und *Aglossa* sowie Dendrobatiden, welche dagegen im nördlichen Südamerika und in Afrika vorkommen. Charakteristisch sind im Archiplatagebiete die *Cystignathidae*, welche

in Afrika ebenso wie *Hyla* fehlen. Ein Einwurf gegen meine Darstellung bildet unter diesen Umständen das Fehlen von *Hyla*-Arten in Chili. Vermutlich waren sie früher in Chili vorhanden — vielleicht selbst jetzt noch. Daß mit dem vollkommenen Wechsel der Vegetation in Chili auch die Tierwelt erhebliche Modifikationen erlitt, läßt sich ja ohnehin kaum anders erwarten.

Es ist ja natürlich, daß diese erst durch meine betreffenden Arbeiten beachteten Verhältnisse im einzelnen überall genauer zu verfolgen sind. Wenn wir z. B. außer Characiniden, Chromiden usw. auch Schildkröten und Alligatoren in Chili vermissen, so ist es wahrscheinlich, daß auch ihnen durch die Wasserscheide der Anden der Weg verlegt war, es ist aber andererseits auch denkbar, daß diese relativ alten Gruppen teilweise auch in Chili vertreten waren und nur ausstarben. Jedenfalls wird daher erst die Kontrolle paläontologischer Befunde diesen Folgerungen, soweit sie auf das Fehlen brasilianischer Typen westlich der Anden sich beziehen, volle Sicherheit schaffen.

Alle diese Betrachtungen sind gerade durch die Dürftigkeit der paläontologischen Befunde im östlichen Südamerika so sehr erschwert. Was in der Art aus Brasilien bekannt wurde, ist nur sehr wenig, und vollends Säugetierreste führende Ablagerungen, wie sie so zahlreich aus allen Formationen in Argentinien nachgewiesen sind, fehlen seither in Brasilien fast ganz. So kann denn die Dürftigkeit und Unsicherheit der hier mitgeteilten Resultate, soweit sie sich auf Brasilien beziehen, nicht Wunder nehmen. Eine besondere Schwierigkeit entsteht auch aus der Inkongruenz in der Verbreitung der terrestren und fluviatilen Faunen. Schon in der Pliocänzeit und von da ab bis heute findet zwischen Nord- und Südamerika ein Austausch der Faunen statt, welcher die Erkenntnis der ursprünglich jedem einzelnen Gebiete zukommenden Elemente überaus erschwert. Dieser

Austausch bezieht sich aber nur auf die Landtiere, für deren Vermischung schon ein schmaler Isthmus die Bedingung gewährt. Aber selbst die viel breitere Landverbindung, wie sie in der Tertiärzeit, als Westindien und Zentralamerika vereint waren, bestand, hat die Süßwasserfaunen der getrennten Gebiete kaum alteriert. So kann es denn auch sein, daß die in den Anden gebildete Landverbindung von Archiplata und den nördlichen Distrikten lange Zeit hindurch nur die Landfauna, aber gar nicht die Süßwassertierwelt beeinflußte. Endlich können Tiere, die wie Schildkröten zeitweise an Land gehen oder die wie *Alligator latirostris* in meilenweiten Wanderungen landeinwärts neu angelegte Teiche und Viehtränken in Besitz nehmen, sich der Verbreitung der Landtiere eher anschließen, wo Unioniden völlig getrennt bleiben. Ja selbst unter den Süßwasserkonchylien werden diejenigen, welche sich leicht auch mit treibenden Wasserpflanzen ausbreiten, einen weiteren Verbreitungsbezirk haben können als die an den Boden gebundenen Najaden. So habe ich hier eine Lehmgrube beobachtet, die nach der ersten Überschwemmung reichlich mit *Lemna*, *Pontederien* usw. und *Ancylus*, *Limosina* und *Ampullaria* besetzt war und blieb, nicht aber mit Najaden. Es macht sich so leicht niemand eine Vorstellung von der enormen Bedeutung, welche für das Verständnis südamerikanischer Süßwasserfaunen die Pontederien haben, zumal jene der Gattung *Eichhornia*. Dicht erfüllen sie alle stillen Buchten, toten Arme, stehenden Wasser, vom Winde abwechselnd auf die eine oder andere Seite getrieben. Die Schiffahrt machen sie an vielen dafür bestimmten Stellen unmöglich, bis eine Überschwemmung alles miteinander fortnimmt und dem Untergang in der Lagoa, im Meere, auf überschwemmten später wieder trocknenden Gebieten weiht. Solche Inseln sind in den großen Strömen des La Plata und Amazonas

oft groß genug, um Rehe oder Tiger auf enorme Distanzen ihrer Heimat zu entführen, wie viel mehr die an ihnen lebenden Mollusken, Krebse usw. So erklärt sich das bisher nicht beachtete Faktum, daß zahlreiche Mollusken, die im nördlichen Brasilien und bei Bahia vorkommen, aber südlich dann fehlen, am La Plata und in Rio Grande do Sul wieder auftreten. *Bulimulus sporadicus* Orb., *Borus oblongus* Müll., *Helix heliaca* Orb., *Streptaxis ammoniformis* Orb., *Omalonyx anguis* Fes., *Simpulopsis ruforirens* Mor., *Helicina carinata* Orb., *Ampullaria canaliculata* Lam. und andere Arten, *Planorbis tenagophilus* Orb. und viele andere sind solche von Norden her vorgedrungene Arten. Nur *Bulimulus papyraceus* Mawe kommt auch bei Rio Janeiro vor, da ich ihn aber auch auf Pontederien gesammelt habe, rechne ich seine südwestlichen Vertreter ebenfalls zu den von Norden her eingewanderten und vermutlich durch Pontederien eingeschleppten Arten. Diese Verhältnisse verdienen insofern Beachtung, als offenbar die mit Pontederien wandernden Formen stromabwärts sehr viel rascher ein Stromgebiet in Besitz nehmen können, als Najaden und andere im Boden lebende Muscheln, mithin auch paläontologisch eher auftreten können.

Bemerkenswert ist es jedenfalls, daß diese nördlichen Einwanderer am La Plata schon fast alle als identisch mit Amazonasarten erwiesen sind und es keinesfalls zur Hervorbildung besonderer charakteristischer Spezies oder Artengruppen gebracht haben. Zwar kommen einige auch bis nach Patagonien hin, im Rio Negro nämlich, vor, allein nur in Arten, die auch am La Plata selbst vorkommen. Auch *Glabaris puelchana* Orb., bisher nur von dort bekannt, besitze ich aus dem Süden von Rio Grande. Die charakteristischen Genera des Archiplatagebietes dagegen haben in Patagonien auch einzelne selbständige Arten neben solchen, die mit Chili gemeinsam sind.

Eine Bestätigung meiner Archiplatatheorie wird wohl noch auf anderem Wege, nämlich durch das Studium der geologischen Geschichte der marinen Mollusken möglich sein. Es ist bekannt, daß die marinen Mollusken von Chili und Patagonien sehr verschieden sind, kaum zwei bis drei weit verbreitete Spezies gemeinsam besitzend. Dieser Unterschied bestand nach Philippi schon in der Tertiärzeit, ein Zeichen dafür, daß Südamerika mit antarktischen Landmassen in Verbindung war, welche eine gleichmäßige Ausbreitung der Küstenfauna verhinderten. Trotzdem wird wohl die Küstenfauna der Ost- und Westküste Archiplatas damals minder verschieden gewesen sein, als heutigen Tages, denn an der Küste von Patagonien lebte damals u. a. auch die Gattung *Struthiolaria*, welche heute auf Neu-Seeland beschränkt ist. *Struthiolaria ornata* Sow. gehört der patagonischen Formation an. Nach d'Orbigny erleidet der Charakter der Küstenfauna längs der chilenisch-peruanischen Küste keine großen Änderungen, aber nahe der Ecuadorgrenze bei Payta und von da an aufwärts ändert sich das Verhältnis völlig. Da diese Änderung mit der mutmaßlichen Grenze von Archiplata zusammenfällt, wäre ein ursächlicher Zusammenhang nicht undenkbar. Natürlich werden vor allem die Temperaturverhältnisse hierbei einen bestimmenden Einfluß ausüben, allein möglich wäre es doch immerhin, daß auch von der alten Trennung der Küstenfauna sich Spuren in diesen Gegensätzen nachweisen ließen.

Ein anderes zu beachtendes Moment ist die große Ähnlichkeit, welche die westafrikanische und die brasilianische Küstenfauna aufweisen. Die alten Ideen von Wanderungen von Küstenarten mittels der Strömungen quer durch den Ozean sind durch die neueren Plankton-Studien definitiv beseitigt. Identische Küstenspezies weisen auf ehemaligen Zusammenhang der Küsten hin, und an solchen Spezies sind

nicht nur die Mollusken, sondern auch alle anderen Gruppen der marinen Tierwelt zu beiden Seiten des tropischen atlantischen Ozeanes reich. Jedenfalls ist dies ein Gegenstand, welcher ein eingehendes Studium verdiente[1]), zumal an der Hand derjenigen Daten, welche die Paläontologie ergänzend liefert. Immerhin machen diese Verhältnisse es wahrscheinlich, daß auch von dieser Seite aus Resultate zu erwarten sind, welche mit den aus dem Vergleiche der Süßwasserfaunen sich ergebenden übereinstimmen. So offenbar in allen diesen Fragen das meiste noch zu tun ist, so enthalten doch andererseits meine Studien über die geographische Verbreitung der Süßwasserfaunen Südamerikas Tatsachen, die bisher nicht bekannt oder beachtet waren, und welche wohl nur auf dem hier versuchten Wege eine befriedigende Erklärung finden können. Diese Ergebnisse reichen über die Süßwasserfauna hinaus. Wenn es erst seit der pliocänen Zeit einen amerikanischen Kontinent gibt und erst während der Tertiärzeit in einer noch zu erforschenden Weise die verschiedenen Gebiete sich aneinander schlossen, aus denen das Gerüst des späteren Festlandes von Südamerika sich bildete, und wenn jedes dieser Teilstücke seine eigene Geschichte und verschiedenartige Verbindung mit anderen Teilen der Erde besaß — so wird wohl die Zeit vorüber sein müssen, wo man Südamerika schlechthin als eine einheitliche natürliche zoogeographische Region behandelte. Es wird sich jetzt vielmehr überall darum handeln müssen, die verschiedenen Gebiete gesondert zu studieren, aus denen Südamerika sich bildete und den Anteil zu ermitteln, den jedes dieser Gebiete zu der späteren einheitlichen südamerikanischen Fauna beisteuerte.

[1]) Die von Studer besprochenen Schleppnetzstudien der Gazelle fallen zu weit nördlich, um für diese Frage in Betracht zu kommen.

Neuntes Kapitel.

Das neotropische Florengebiet und seine Geschichte.

(Englers botanische Jahrbücher, Vol. XVII, 1893, pp. 1—54.)

Die geographische Verbreitung der Tiere und Pflanzen wird der Natur der Sache gemäß von Spezialisten studiert, welche nur in einem der beiden Gebiete eingehendere Kenntnisse besitzen. So natürlich sich dies ergibt, so klar erweist sich doch auch wieder für diejenigen, welche von weiteren Gesichtspunkten aus diese Probleme untersuchen, die Notwendigkeit, auch auf die Resultate der verwandten anderen Disziplinen Rücksicht zu nehmen. So hat Wallace[1]) auch die floristischen, Engler[2]) auch die zoologischen Ergebnisse eingehend berücksichtigt. Man kann sogar sagen, daß Engler sich vollkommen auf den Boden der Wallaceschen Lehren stellte, und wenn dieser Boden sich als unsicher erweist, so werden auch die auf ihn basierten Grundanschauungen zu revidieren sein. Dies ist nun meines Erachtens der Fall. Ich habe durch das Studium der Süßwasserfauna und zumal der Unioniden Anschauungen gewonnen, die jenen von Wallace sich schroff entgegenstellen, und zwölfjähriges Wirken in Südbrasilien hat mich eine Reihe von bisher nicht beachteten wichtigen Tatsachen kennen gelehrt, aus denen ich mir sukzessive ein Bild von der Entstehung der jetzt zu einem Kontinent vereinten Gebiete der neuen Welt konstruierte, welches viele zoologische Probleme aufhellt, und von dem ich glaube, daß es gleichermaßen auch botanisch zutreffendere Anschauungen gewährt. Wenn tertiär und mesozoisch sehr erheblich

---

[1]) A. R. Wallace, Island Life II. edit. London 1882. Ich werde daher hier mehr auf dieses Buch Bezug nehmen, als auf desselben Autors „Geographische Verbreitung der Tiere".

[2]) A. Engler, Versuch einer Entwickelungsgeschichte der Pflanzenwelt. Leipzig I. 1879, II. 1882.

verschiedenartige geographische Verhältnisse der Ausbreitung des Tierlebens zugrunde lagen, so müssen diese heute unter den Meeresspiegel versunkenen Kontinentalgebilde ja auch für die einstige Verbreitung der Floren maßgebend gewesen sein.

Unter diesen Umständen war es für mich ein Bedürfnis, mir darüber klar zu werden, ob die Entwicklung der Floren eher meinen oder Wallaces Anschauungen entspreche, wobei mir natürlich das bahnbrechende Werk von Engler sehr viel wesentlichere Dienste leistete als die in ihrer Art ja auch klassische Arbeit von Grisebach[1]). Indem ich meine bezüglichen Anschauungen hiermit der Kritik unterbreite, kann ich nicht unterlassen, speziell darauf hinzuweisen, daß ich eben Zoologe und nicht Botaniker bin. Der Mangel irgend welcher in Botanik erfahrenen Forscher im Staate Rio Grande do Sul hat mich allerdings seit Jahren genötigt, mich sukzessive einigermaßen in der Flora meines Wohngebietes heimisch zu machen, wobei ich zumal den Herren Professoren Hieronymus in Berlin und Schwacke in Ouro Preto für liebenswürdige Hilfe zu Danke verpflichtet bin: allein der Mangel an Literatur erschwert mir diese Tätigkeit ausnehmend. Es ergab sich, daß die von mir aufgefundenen zoologischen Grenzlinien der Verbreitung auch in der Flora ausgesprochen sind, doch möchte ich auf diese spezielleren Verhältnisse[2]) hier nicht eingehen. Nur einige Worte zur Orientierung und zur Richtigstellung bezüglicher Irrtümer bei Grisebach und Engler.

Der Norden von Rio Grande do Sul schließt sich floristisch völlig an St. Catharina an. Die *Philodendron*, auf welche Engler als Grenzlinie so hohen Wert legt, sind in den Urwäldern der Costa da Serra keine Seltenheit; daß sie

[1]) A. Grisebach, Die Vegetation der Erde. Leipzig 1872.

[2]) H. v. Ihering, As arvores do Rio Grande do Sul. Porto Alegre 1892 (in Komm. bei R. Friedländer & Sohn in Berlin).

in den argentinischen Missiones fehlen sollten, wie Engler meint, ist kaum glaubhaft, zumal ja ihre Existenz für den oberen Uruguay durch Sellow festgestellt ist. Es fällt also ihre Südgrenze mit jener der Affen des Genus *Cebus* zusammen und meine *Cebus*-Linie wäre zugleich die Grenzlinie für die Oreadenregion. Im Süden des Staates fehlen die *Philodendron*, dagegen reicht echt brasilianische Urwaldvegetation mit mächtigen *Cedrela*, *Cabralea* usw. bis nahe an den 32.° s. Br. Diese Grenzlinie der *Cedrela*, meine *Pacca*-Linie, umschließt die Serra dos Taipes mit der Kolonie São Lourenço, dürfte sich dann aber schräg nach Norden und Westen zum Uruguay ziehen. Als Grenze der brasilianischen Südregion sehe ich den Uruguaystrom an, von seiner Mündung bis zu den Missiones, weil *Myrmecophaga*, *Nasua* und andere Charakterformen den Uruguay in seinem Unterlaufe nicht überschreiten, während am anderen Ufer in Viscacha ein echt argentinischer Typus auftritt. Hierin also stimme ich ganz mit Engler überein, ebenso in der Einbeziehung der verschiedenen nordargentinischen Regionen von Lorenz[1]) in die brasilianische Subregion. Die Verhältnisse der Verbreitung der Tiere stimmen in Rio Grande also sehr gut überein mit jenen der Pflanzen, aber über den Wert der einzelnen Linien läßt sich streiten. In Wahrheit reicht die brasilianische Urwaldregion, gen Süden sukzessive verarmend, bis nahe zur Stadt Pelotas, und daher muß doch wohl auch die *Pacca*-Linie als deren Grenze gelten, doch geht ja eben in anderen Formationen die Region weiter bis zum Uruguay. Es gibt in St. Catharina viele Genera, die nicht bis Rio Grande reichen usw., wir haben es also mit vielerlei Grenzlinien zu tun und es geht kaum an, eine derselben willkürlich herauszugreifen. Diese Grenzlinien sind wie die konzentrischen

---

[1]) P. G. Lorenz, La vegetacion del Nordeste de la Provincia de Entrerios, Buenos Ayres 1878.

Ringe, welche ein ins Wasser geworfener Stein erzeugt, und nur wo zwei solcher Systeme mit den äußersten Grenzlinien sich berühren und durchschneiden, sind wirkliche in der Natur wohl begründete Grenzlinien vorhanden.

I. Zoogeographische Einführung.

Die Darstellung von Wallace setze ich hier als bekannt voraus, nur einige Hauptpunkte rekapitulierend. Die Grundlage aller Raisonnements ist für Wallace sein Axiom von der Unveränderlichkeit der Kontinente und der großen Meerestiefen. Deshalb soll Amerika nie andere Beziehungen gehabt haben als die heutigen. Südamerika ist für Wallace immer isoliert gewesen bis auf die nur zeitweise unterbrochene Verbindung mit Nordamerika, von dem es seine Tier- und Pflanzenwelt erhielt. Dagegen hat Asien weiter gen Süden und Osten sich erstreckt, so daß die Philippinen, Japan, Java, Borneo, Celebes, nicht aber die Australien näher gelegenen Inseln tertiär angeschlossen waren. Australien wurde schon mesozoisch isoliert und hing mit Neu-Guinea usw. und Neu-Seeland zusammen, wogegen die mehr gen Osten folgenden polynesischen Inseln stets isoliert waren und von Australien her durch Wind, Wogen, Vögel, Treibholz usw. bevölkert wurden und daher der australischen Region zuzuzählen sind. Im allgemeinen betrachtet Wallace die 1000 Fadenlinie als die eingeschobene Grenze der früheren größeren Kontinente, und sieht alle Inseln, welche von erheblich tieferen Meeren umgeben sind, als ozeanisch an.

Sowohl die Lehre von der Konstanz der Kontinente und Meerestiefen als die Beschränkung der Senkungen im Gebiete alter Kontinente auf 1000 Faden sind rein willkürliche Annahmen. Wallace rechnete daher Neu-Seeland früher zu den Inseln, die nie mit Kontinenten in Verbindung standen, da ja das Meer zwischen ihm und Australien 2600 Faden

tief ist. Seit aber die neuseeländischen Geologen die dortige Flora bis in den Jura zurückverfolgten und alle dortigen Naturforscher, Hutton vor allen, die Unhaltbarkeit der Walláceschen Darstellung erwiesen, rechnete Wallace auch Neu-Seeland zu den kontinentalen, einst mit Australien verbunden gewesenen Inseln. Die 1000 Fadenlinie hat damit ihre Bedeutung verloren. Auch Madagaskar ist, obwohl es noch miocäne Säugetiertypen vom Festlande her erhielt, durch Meerestiefen von 1600 bis 2000 Faden von Afrika getrennt. Wenn die Seychellen und Mauritius durch 2200 bis 2600 Faden Meerestiefe von Madagaskar getrennt sind, so ist nun doch nicht einzusehen, warum es mit einem Male „really absurd“ sein soll (Wallace p. 448) anzunehmen, daß auch sie einst an Afrika angeschlossen gewesen sein sollen. Der einzige logische Schluß, den die etwas größere Meerestiefe zwischen ihnen und Madagaskar zuläßt, könnte der sein, daß ihre Abgliederung schon etwas früher, also oligocän begann. Unter den Umständen ist es verständlich, daß sie keine Säugetiere, wohl aber Reptilien, Amphibien und straußähnliche Vögel besaßen. Sobald einmal zugegeben ist, daß Neu-Seeland und Madagaskar alte und erst tertiär isolierte Festlandsstücke sind und mithin Senkungen, die erst während der Miocänperiode beginnen, Tiefen von 1—2000 Faden erzeugen konnten, so ist nicht einzusehen, warum Senkungen, die schon miocän begonnen, nicht zu Tiefen von 3—4000 Faden sollen geführt haben. Das Wallacesche Axiom von der Unveränderlichkeit der großen Meerestiefen ist nichts als das Postulat einer falschen Theorie. Wir werden uns daher im folgenden nicht weiter um diese Irrlehre bekümmern, sondern an der Hand der biogeographischen — worunter die Verbreitung von Tieren und von Pflanzen verstanden sei — der geologischen und paläontologischen Tatsachen die gegenseitigen und ehemaligen Beziehungen der Faunen und Floren erörtern.

Ich stelle der Wallaceschen Darstellung die folgende entgegen. Den Ausgangspunkt aller biogeographischen Forschung muß die Geographie der mesozoischen Epoche bilden. Da es damals keinerlei rezente Typen von Säugetieren und Vögeln gab, so fallen diese Gruppen, fast die einzigen, welche effektiv von Wallace berücksichtigt sind, hier weg. Die Frösche, Schlangen, Krokodile und Schildkröten gehen in ihren rezenten Gattungen ebenso wie die Knochenfische, zu welchen die Süßwasserfische gehören, zum Eocän und zum Teil selbst oder in verwandten Vorläufern in die Kreide zurück. Eine Insel, die miocän vom Festlande abgegliedert wurde, wie Madagaskar, wird daher altertümliche Säugetierformen haben konservieren können: erfolgte aber die Abgliederung schon eocän, so werden Säugetiere fehlen, aber Frösche, Schlangen usw. sich finden können. Das ist es, was wir z. B. in Mauritius oder Viti sehen. Erfolgte die Abgliederung schon im Beginn der eocänen Formation oder gar in der Kreide, so werden diese Typen fehlen und von Wirbeltieren des Landes ist nichts zu erwarten als Eidechsen, da diese weit in die mesozoische Region zurückreichen. In der Tat finden sich Eidechsen auf sehr vielen der „ozeanischen“ Inseln, so auch auf den polynesischen Inseln, östlich von Viti, bis zu denen weder Frösche noch Schlangen vordrangen. Ich schließe daraus, daß diese Inseln schon mesozoisch oder eocän abgegliedert wurden. Daß sie Vögel haben, erklärt sich aus deren Flugvermögen, die Fledermäuse aber verhalten sich im wesentlichen wie Landtiere, sie gehen nicht über Neu-Seeland und Viti hinaus, folgen also der Verbreitung der Frösche. Wenn nun Wallace diese Eidechsen der Südsee-inseln mit Treibholz dahin gelangt sein läßt, so ist zu erwidern, daß keinerlei Tatsachen derartiges beweisen, daß wie die Wirbeltiere sich auch die andern Tiergruppen verhalten, indem tertiäre Tiergruppen fehlen, und daß es keine Bäume

gibt, welche die Eigentümlichkeit haben, nur mesozoische Tiergruppen als Passagiere aufzunehmen und tertiäre zurückzuweisen. Für näheres verweise ich auf meine Arbeit über Ameisen.

Für die Erkenntnis der mesozoischen Geographie kommen lediglich in Betracht: Eidechsen, Mollusken, Insekten und einige andere niedere Tiere. Von ganz besonderer Bedeutung ist für die Erkenntnis der Landverteilung in der Kreide- und Eocänformation die Süßwassertierwelt, deren Gepräge vielfach ein altertümlicheres ist als jenes der Landtiere. Von den Flußmuscheln ist die älteste schon im Jura auftretende Gattung *Unio* und sie ist die einzige weit verbreitete, indes die tertiär auftretenden Genera *Margaritana* und *Anodonta* im wesentlichen holarktisch sind und nur in der alten Welt etwas weiter gen Süden reichen, ohne Australien zu erreichen. Auf den kleineren Inseln sind die Unioniden schlecht vertreten, wohl vielfach erloschen, doch sind die betreffenden Nachforschungen nicht speziell darauf gerichtet gewesen, und mögen sie daher auf den Sandwichsinseln so gut wie auf Madagaskar oder den Philippinen usw. bei sachkundiger Nachforschung noch gefunden werden. Die Land- und Süßwasserschnecken der Südseeinseln sind kosmopolitische Gattungen, daneben einige wenige jetzt auf sie beschränkte, die man aber wie *Partula* z. B. neuerdings im europäischen Eocän fand.

Die Südseeinseln gehören also als aufragende Bergspitzen einem mesozoischen Kontinente an, der zuerst östlich von Viti sukzessive abgegliedert wurde, erst etwas später wurden auch die Vitiinseln und Neu-Seeland abgeschnitten, jedenfalls erst tertiär, und muß also die asiatisch-australische Brücke während der älteren Tertiärepoche erhalten gewesen sein. Die Idee der mesozoischen Abgliederung ist ein Irrtum, basiert auf die Annahme, daß Australien keine placentalen

Säugetiere besitze. Neuerdings erkennt Wallace selbst für Neu-Seeland die allerdings noch fragliche Existenz von Säugetieren an. *Canis dingo,* den man zu einem verwilderten Haushund hatte machen wollen, erwies sich Nehring als gute australische Spezies, neben der Muriden, Fledermäuse usw. nur sehr sparsam die placentalen Säugetiere in Australien vertreten. Neu-Guinea hat eine Art *Sus,* die fossilen Dickhäuterknochen Neu-Caledoniens scheinen noch nicht genauer untersucht zu sein. Jedenfalls ist es, um mit Wallace selbst zu sprechen, really absurd zu glauben, daß schwimmende Bäume, welche das Tierleben über die australische Region verbreitet haben sollen, auch Schweine und Hunde in ihren Zweigen sollen beherbergt haben. Die Trennung der australischen und orientalischen Region dürfte daher in den Beginn der Miocänformation fallen.

In bezug auf seine Süßwasserfauna zerfällt Südamerika in drei Regionen. Die nördliche, vermutlich in Guatemala endende, schließt sich der paläarktischen nahe an. Das nördliche und mittlere Südamerika hat keine Spur von Verwandtschaft mit Nordamerika, sondern nur mit Afrika und Madagaskar, zum Teil auch noch Vorderindien. Die Chromiden und Characiniden sind zwei überaus reich gegliederte große Familien echter nie im Meer vorkommender Süßwasserfische, welche auf Südamerika, Afrika, Madagaskar und zum Teil noch Bengalen beschränkt sind. Nicht nur die größeren Gruppen, sondern zum Teil selbst die Genera sind identisch, ebenso steht es mit den Muscheln. Ich schließe daraus, daß von Guiana und Brasilien bis Bengalen mesozoisch und wohl noch eocän ein großer Kontinent bestand, den ich Archhelenis nannte, welcher zur Zeit, da er noch einheitlich und durch Meer von der holarktischen Region abgesondert war, keine placentalen, vielleicht überhaupt keine Säugetiere besaß, wohl aber eine reiche Süßwasserfauna und identische

Reptilien und Amphibien. Am meisten geschwunden sind die altgemeinsamen Züge in Vorderindien, trotzdem besitze ich eine dortige Süßwassermuschel *Unio radula* Bens. auch von Rio de Janeiro, und die nur im Kardinalzahn ausgesprochenen Unterschiede sind so geringfügig, daß ich sie nur als Ausdruck von Lokalvarietäten ansehe. Ein Gegenstück bildet ein Süßwasserfisch *Symbranchus bengalensis*, der von einer überaus nahestehenden brasilianischen Art *Symbranchus marmoratus* nur durch etwas anderes Profil der Schnauze verschieden ist, Unterschiede, die ebenfalls besser als Varietäten einer einzigen Spezies gedeutet würden. Am klarsten sind die alten gemeinsamen Beziehungen zwischen Afrika und Südamerika ausgesprochen; da indes die alte Archhelenis sukzessive in eine ganze Anzahl Stücke zerfiel, so hatte jedes seine eigene Geschichte, und so blieben denn z. B. viele Gattungen in Südamerika und Madagaskar erhalten, die anderswo ausstarben. Merkwürdige Beispiele dieser Art sind die archaische Arachnide *Cryptostemma westermanni* Guer. in Brasilien und Guinea, die Amphibie *Hypogeophis rostratus* in Südamerika, West-Afrika und auf den Seychellen. Ich will hier nicht Bekanntes wiederholen und kehre daher lieber zur Süßwasserfauna zurück. Wallace hat sehr Recht, wenn er das Vorkommen von Centetiden, einer Familie der Insektenfresser, in Kuba und Madagaskar auf tertiäre Einwanderung von Norden her bezieht, da die Gattung *Centetes* auch im europäischen Tertiär nachgewiesen ist. Es wäre aber verkehrt, dies auch auf die Süßwasserfauna auszudehnen. Afrika und Madagaskar haben mit ihren miocänen Säugetieren auch Cypriniden erhalten, dies beweist, daß Madagaskar Teil eines zusammenhängenden Landkomplexes war, denn nach Südamerika sind Cypriniden nie gekommen, trotzdem seit Ende der Miocänformation Nord- und Südamerika durch Land verbunden waren. Es ist also der Einzug der Cypriniden nach

Afrika und Madagaskar erst erfolgt, als bereits die atlantische Brücke zwischen Afrika und Südamerika unterbrochen war.

Im Gegensatze hierzu schließt sich die Süßwasserfauna des südlichen Teiles von Südamerika und von Chili unmittelbar an jene von Neu-Seeland und zum Teil von Australien und Tasmanien an. Nicht nur die Gattungen, sondern zum Teil selbst die Spezies der Süßwasserfische sind identisch. Am La Plata und in Südbrasilien gibt es von Krebsen, Schnecken, Muscheln usw. Arten, die identisch sind mit chilenischen, wie z. B. *Aeglea laevis, Parastacus spinifrons* Phil., *Unio auratus* u. a. Arten. Neben dieser zur Identität von Spezies sich steigernden Übereinstimmung geht ein Kontrast wunderbarster Art einher, indem es in Südbrasilien und Argentinien Schildkröten und Krokodile, Characiniden und Chromiden, Ampullarien, Glabaris und viele andere brasilianische Mutelíden usw. gibt, die samt und sonders in Chili fehlen. Ich habe das alte Gebiet der einheitlichen Süßwasserfauna Archiplata genannt und rechne dazu außer Chili und einem Teil des westlichen Peru die La Platastaaten und das äußerste Ende von Südbrasilien. Der Grund nun, warum dieses ursprünglich einheitliche Gebiet jetzt so enorme Differenzen zeigt, ist die tertiäre Hebung der Anden, welche den von Norden herkommenden Einwanderern den Weg nach Chili verlegte.

Sowohl Brasilien wie Guiana müssen längere Zeit Inseln gewesen sein, da das Amazonasmeer noch tertiär bis Pebas am Fuße der Anden reichte. Wir finden daher im älteren Tertiär von Argentinien nur die alte Archiplatafauna und erst pliocän erscheinen die Ampullarien, *Glabaris* u. a. von Norden kommende Einwanderer. Besonders wertvoll sind für Beurteilung dieser Beziehungen die Säugetiere. Man kennt bisher aus dem ganzen Gebiete der Archhelenis keine Säugetierknochen des älteren Tertiär, wohl aber kommen sie massen-

haft vor in Nordamerika und in Patagonien. In beiden Gebieten lassen sich die Säugetiere bis zur Kreide zurückverfolgen. Die argentinische Eocänfauna muß in Austausch mit der australischen gestanden haben, denn nur von da kann sie ihre Beuteltiere aus der Gruppe der *Dasyura* erhalten haben. Ein Austausch mit Nordamerika ist nicht nachweisbar. Es fehlen Dinoceraten u. a. nordamerikanische Gruppen ebenso vollständig als dem älteren Tertiär Nordamerikas die charakterischen Gruppen Südamerikas abgehen. Die Anoplotheriden und Theridomyiden Patagoniens schließen sich an die eocäne Tierwelt der alten Welt an. Argentinien kann daher nur über antarktische Landmassen seine eocänen Säugetiere erhalten haben. Dann brach die Brücke ab und entwickelten sich in längerer Isolierung die eigenartigen Typen Südamerikas. Erst pliocän resp. mit Ende der Miocänformation kam eine Landverbindung zwischen Nord- und Südamerika zustande, über welche die pliocänen Säugetiere Nordamerikas ihren Einzug hielten. Da man ferner in pliocänen Schichten Nordamerikas die Säugetiere der Pampas antrifft, so ist es klar, daß diese pliocän sind.

Mit diesen Ergebnissen steht das in Einklang, was wir über die geologische Geschichte Amerikas wissen. Nordamerika war mesozoisch und frühtertiär mehr gen Norden entwickelt, das Kreidemeer deckte Texas, Mexiko und die südlichen Golfstaaten. Ganz allmählich vergrößerte das Land tertiär sich gen Süden und Osten. Auch der Norden von Südamerika, Westindien und Zentralamerika waren vom Kreidemeer bedeckt und man kennt von da weder Säugetiere noch Landschnecken aus dem älteren Tertiär. In Südamerika nahm das Jurameer die ganze Länge der Anden ein, wich aber am ehesten im Süden zurück, wo sich die Archiplatafauna ausbreitete. Das Kreidemeer überdeckte noch die peruanisch-bolivianischen Anden und es wird sich wohl er-

geben, daß auch eocän das Amazonasmeer noch mit dem stillen Ozean zusammenhing. Daß die Anden nicht eine einheitliche Entstehung hatten, geht aus dem total verschiedenen Verhalten der Süßwasserfauna in ihrem Norden und Süden hervor. Während in Chili das Gebirge eine scharfe faunistische Grenzscheide bildet, haben im Norden, zumal also in Ecuador, die Anden keinerlei Bedeutung für die Verteilung der Süßwasserfauna, deren Verbreitung bis an die pazifischen Küsten somit erfolgt sein muß, ehe die Anden sich zu heben begannen, was dort wohl erst miocän geschah.

So wenig wie die ältere Säugetierfauna Argentiniens kann die Tierwelt des Süßwassers von Guiana und Brasilien über Nordamerika eingewandert sein. Man kennt Süßwasserschichten aus der Kreide von Bahia, worin *Glabaris* und *Mycetopus* vorkommen, während gleichzeitig in marinen Schichten Vorläufer der Ampullarien, als Naticiden gedeutet, sich finden. In Nordamerika hat White die fossilen Süßwasserkonchylien eingehend studiert und gefunden, daß sie sich bis in den Jura zurückverfolgen lassen. Es kann in der Tat kein Zweifel darüber obwalten, daß die dortigen jurassischen Unioniden die Vorläufer jener der Laramieformation sind, und daß zwischen diesen und den tertiären und rezenten genetische Beziehungen obwalten. Von Muteliden und sonstigen auf Südamerika und Afrika hinweisenden Formen fehlt jede Spur.

Wir sehen somit, daß die Süßwasserfauna von Brasilien und Guiana innigst verwandt ist mit jener von Afrika, und daß sie wie auch jene von Nordamerika sich bis in die mesozoische Epoche zurückverfolgen läßt, und schon damals waren beide so scharf geschieden wie heute. Nordamerika und Südamerika sind seit unvordenklichen Zeiten getrennt gewesen, vermutlich von jeher, und erst pliocän erfolgte Verbindung und Austausch der Faunen. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, daß Brasilien und Guiana, Archamazonien, wie ich

sie nannte, mesozoisch und wohl noch eocän mit Afrika verbunden waren. Ich habe also diesen von Amazonas bis Bengalen reichenden mesozoischen Kontinent Archhelenis genannt. Das hat nichts gemein mit einer miocänen Landbrücke zwischen Europa und Nordamerika, der auf Irrtum basierten Atlantis von Heer. Andererseits verbanden mesozoisch und noch eocän antarktische Landmassen Patagonien mit Neu-Seeland und Australien. In der Kreidezeit gab es daher für die Verbreitung der Tiere und Pflanzen zwei völlig getrennte Riesenkontinente, die Archhelenis und die Archinotis. Letztere, von der sich schon mesozoisch die östlichen Südseeinseln abgliederten, sandte einen Ausläufer nach Patagonien und setzte Australien mit Ostasien in Verbindung, welches seinerseits sowohl mit Europa als mit Nordamerika in Zusammenhang stand. In einer noch früheren Zeit müssen etwas andere Beziehungen bestanden haben durch den Zusammenhang beider Archikontinente, wodurch gewisse kosmopolitische Gruppen ihre Verbreitung fanden. Im einzelnen wird in der mesozoischen Geographie noch viel zu schaffen sein; daß aber diese auf zoogeographische Betrachtungen gestützten Konstruktionen eine reelle Unterlage haben, geht schon daraus hervor, daß man geologischerseits zu ganz ähnlichen Folgerungen gekommen ist. Neumayrs Karte der Jura-Geographie zeigt die Archhelenis klar vor Augen und denkt Neumayr, daß vorjurassisch Australien angeschlossen war. Damit kämen wir auf die Karbonformation zurück, für die man ja auch (Waagen) die Existenz eines tropischen vom La Plategebiete über Südafrika und Indien bis Australien reichenden Kontinents behauptet hat.

Hervorheben muß ich aber noch, daß die Brücke zwischen Afrika und Südamerika eher einbrach als jene zwischen Indien und Afrika, und daß erst nach der Unterbrechung des Austausches mit Südamerika der Zusammenhang mit Ostasien

zustande kam, wahrscheinlich oligocän. So kommt es, daß speziell neotropisch-afrikanische Typen nicht nach Australien gelangen konnten, während solche australische Formen, die auch über Asien sich verbreitet hatten, nach Afrika gelangten, aber nicht nach Südamerika.

Zu weiterer Orientierung sei auf folgende Arbeiten von mir verwiesen: „Die geographische Verbreitung der Flußmuscheln", Ausland 1890 Nr. 48 bis 49. — „Über die alten Beziehungen zwischen Neu-Seeland und Südamerika", Ausland 1893 Nr. 18, sowie Philosoph. Transact of the New Zealand Institute 1892. — „Paläogeographie von Süd- und Zentralamerika", Ausland 1892. — „Über die Beziehungen der chilenischen und südbrasilianischen Süßwasserfauna." Verh. d. deutschen wissensch. Vereins zu Santiago Bd. II. 1891 p. 143—149. — Die Ameisen von Rio Grande do Sul. Berliner Entomolog. Zeitschr. 1893. — Unioniden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Unioniden in Südamerika. Archiv f. Naturgeschichte 1893. — Die Insel Fernando de Noronha, „Globus" Bd. LXII. 1892 p. 225—230.

II. Die Verbreitungsmittel der Pflanzen.

Diejenigen Forscher, welche von dem Axiom ausgehen, daß die Geographie unserer Erde weder tertiär noch mesozoisch nennenswerte Veränderungen erlitt, erklären alle durch größere Meerestiefen von den Kontinenten geschiedene Inseln, denen rezente Gruppen der Wirbeltiere fehlen, von Vögeln natürlich abgesehen, für ozeanische Inseln, die nie an Kontinente angegliedert waren. Daraus erwächst ihnen die Nötigung, alles Tier- und Pflanzenleben dieser Inseln für importiert zu erklären, und da haben sie denn ihrer Phantasie frei die Zügel schießen lassen. Es ist unglaublich, was auf diesem Gebiete dem gesunden Menschenverstand zugemutet, was da ausgeklügelt und kritiklos weiter zitiert wird.

Alle diese unglaublichen Annahmen hier zu kritisieren, würde viel zu weit führen; so wollen wir nur die Verbreitungsmittel der Pflanzen prüfen.

Die Verbreitung von Pflanzen über trennende Scheiden hin kann geschehen durch den Menschen oder durch natürliche Agentien. Die erstere gliedert sich in absichtlich oder unabsichtlich erfolgte; jene ist bezüglich ihres Ursprunges in der Regel nicht zweifelhaft, wohl aber kann das bezüglich der anderen der Fall sein. Schiffe fahren oft in Ballast und können Sand, Erde usw. mit Sämereien von einem Orte zum anderen tragen, sie bringen Getreide und andere Produkte, die auch Samen von Unkräutern enthalten, auch das importierte Vieh kann Samen, die mit Widerhaken versehen sind, einschleppen. Das ist z. B. der Ursprung der als Kletten in Schafwolle importierten Disteln der Pampas. Im übrigen sei nur auf bezügliche Bemerkungen von Engler (I. p. 198) verwiesen. Selbst die Eisenbahnen sind vielfach Verbreiterinnen von Pflanzen, und das auch schon während ihres Baues (Wallace p. 514). Es zeigt sich jedoch hierbei wie auch sonst so oft, daß viele importierte Pflanzen unter sonst günstigen Bedingungen nicht zur Entwicklung gelangen, oder selbst wenn sie sich gut entwickeln und Samen tragen, nach einigen Jahren wieder eingehen. Wie bei den Tieren, so gibt es daher auch bei den Pflanzen unter den nahezu kosmopolitischen Arten solche, die seit langer Zeit über ein weites Gebiet verbreitet sind, und solche, die erst durch den Menschen weit verbreitet wurden. Letztere habe ich cenokosmische genannt, im Gegensatze zu den palinkosmischen. So gut wie *Camponotus rubripes* Drur., *C. sexguttatus* Fab. u. a. Ameisen in mancherlei Rassen über alle fünf Erdteile palinkosmisch verbreitet sind, so wird es auch botanisch an Seitenstücken nicht fehlen. *Dodonaea viscosa*, *Mucuna urens*, vielleicht auch *Acacia farnesiana* scheinen mir solche palinkosmische Arten

zu sein. An letztere Verbreitung würde sich jene der *Koa-Akazie* auf den Maskarenen- und Sandwichsinseln anreihen, doch wird in jedem einzelnen Falle nur die vergleichende Spezialforschung entscheiden können, welche Deutung die gebotene ist. Daß es aber auch bei den Pflanzen enorm verbreitete Spezies und Genera gibt, lehrt das Wiederauftreten arktischer Formen in antarktischen Breiten, auf das ich zurückzukommen habe. Hier genüge der Hinweis, daß die Frage nach dem Ursprunge kosmopolitischer Genera und Arten ebenso botanisch wie zoologisch eine schwierige, aber durch paläontologische und phytogeographische Studien lösbare ist, daß aber die Annahme von Verschleppung, wenn sie generalisiert und unterschiedslos durch alle Fälle angewandt wird, den Knoten durchhaut, den wir lösen sollen.

Die natürlichen, von Menschen unabhängigen Verbreitungsmittel der Pflanzen sind: Wind, Tiere (zumal Vögel), Eisberge Strömungen.

Wind. Daß viele Pflanzen sehr leichte Samen haben, daß andere in Form, Befiederung, Flügeln, Pappus usw. Mittel zur besseren Verbreitung durch Wind und Ströme besitzen, ist unbedingt richtig, ebenso daß wirklich auf diesem Wege Pflanzen über eine geringe Entfernung hin verbreitet werden können — eine Verbreitung aber über Hunderte und Tausende von Kilometern hin ist nicht nachgewiesen und sie muß nach allem, was wir tatsächlich beobachten, als eine irrige Annahme zurückgewiesen werden. Wäre eine solche enorme Verbreitung dieser Samen wirklich der Weg, auf dem sich die Ausbreitung derselben vollzieht, so würden innerhalb weiter Gebiete alle phytogeographischen Grenzen verwischt werden müssen. Das aber gerade ist nicht der Fall. Engler (I. p. 57) hat darauf hingewiesen, daß viele Pflanzen von Korsika, Sardinien und Sizilien (doch wohl auch Capri?) in Italien fehlen. Die Erklärung ist eine geologische

sie fällt aber etwas anders aus, als Engler damals wähnte, wie das durch die Arbeiten von Forsyth Major[1]) und P. Oppenheim[2]) nachgewiesen wurde. Die von Engler hervorgehobenen, von Forsyth Major eingehender diskutierten Verhältnisse haben in des letzteren Tyrrhenis-Theorie eine vollkommen ausreichende Erklärung erhalten. Wenn die alten Grenzlinien der Tyrrhenis zoologisch noch nachweisbar sind, so kann uns das kaum wundern, daß sie aber auch floristisch noch so deutlich zum Ausdruck kommen, ist erstaunlich. Wenn Wind, Vögel, Schiffe usw. wirklich in dem Maße als man vielfach glaubt, für die Verbreitung wirksam wären, so müßten diese Differenzen längst verwischt sein. Reste der alten Tyrrhenis sind nicht nur in Sardinien und anderen Inseln gegeben, sondern teilweise selbst der italienischen Westküste angeschlossen, wie der Monte Argentario und andere Teile des Küstengebirges von Toskana. Trotzdem ist der Monte Argentario heute noch floristisch ebenso isoliert, wie die benachbarten Inseln. Wo bleibt da die vermeintliche nivellierende Tätigkeit der Vögel, Winde und Schiffe? „Vögel und Schiffe besuchen das eine Gebiet wie das andere“, sagt Engler (I. p. 57), und ebenso ist es mit dem Winde. Dieser letztere scheint nicht einmal hinreichend, um Moose kosmopolitisch zu verbreiten. Wallace sagt (p. 368), daß die Sporen der Laub- und Lebermoose so winzig seien, daß frei fruktifizierende Arten leicht über die ganze Welt müßten verbreitet werden können. Daß es nicht geschehe, müsse von Eigentümlichkeiten der Konstitution abhängen. Wenn, wie wahrscheinlich, den Moosen ein sehr hohes Alter zukommt, so braucht das Vorkommen an weit getrennten

---

[1]) Forsyth Major, Die Tyrrhenis. Kosmos VII. Jahrg. 1883. p. 1 ff. und 83 ff.

[2]) P. Oppenheim, Beiträge zur Geologie der Insel Capri. Zeitschrift d. Deutsch. geol. Ges. 1889. p. 468 ff.

Fundorten nicht im mindesten auf Verbreitung durch den Wind bezogen zu werden. So sagt denn ein kompetenter Spezialist, R. Spruce, daß das Vorkommen einzelner tropischer Typen in England als ein Überleben aus dem älteren Tertiär anzusehen sei, da keines der jetzt vorkommenden Ausbreitungsmittel der Pflanzen diese Moose von den Tropen nach England bringen könne. Die Wind-Theorie steht also nicht einmal hier bei so extrem geeigneten Sporen mit den zu beobachtenden Erscheinungen im Einklang. Auch R. Schomburgh (Reisen in Britt. Guiana. III. 1848. p. 793), welcher sehr geneigt ist, an Erklärung durch Verschleppung zu glauben, weist auf die Verbreitung von Farnen und Lycopodien hin, welche um so weniger auf zufällige Verbreitungsmittel zu beziehen sei, „als es bis jetzt noch nirgends gelungen ist, dieselben aus Sporen zu ziehen". Es sei auf die betreffende Liste verwiesen.

England ist erst nach der Eiszeit vom Kontinent abgetrennt worden. Trotzdem gibt es Engler (I. p. 182) zufolge eine ganze Anzahl Pflanzen, welche bei ihrer postglacialen Ausbreitung die nördlichen Küsten des Kontinents erreichten, aber nach England nicht hinüber gelangten. Eine so wichtige Barrière bildet für die Ausbreitung der Pflanzen selbst ein so schmaler Meeresarm wie der Kanal. Und das gleiche sehen wir so vielfach auch bei Inselgruppen, wie den Galapagos, Canaren usw., wo die einander so nahe liegenden kleinen Inseln ihre endemischen Arten haben. Gewiß haben alle diese Pflanzen ihre Verbreitungsmittel, allein diese bewirken die Verbreitung im Wohngebiete, nicht aber über dasselbe hinaus. Die Insel Fernando Noronha besteht nächst der Hauptinsel aus einer Anzahl kleiner, in unmittelbarster Nähe gelegener und relativ spät abgetrennter Inselchen. Auf den bewohnten Plätzen sind zahlreiche Unkräuter angesiedelt, auf den unbewohnten Inseln aber fehlen sie. Ridley selbst,

obwohl im Sinne von Wallace diese Inseln für ozeanisch haltend, empfindet Zweifel, ob man dem einzigen Frucht fressenden Vogel der Insel, einer Taube, den Import sämtlicher Frucht tragender Pflanzen zuschreiben dürfe. Diese Inseln waren, obwohl einst nach Osten viel größer, doch vor relativ kurzer Zeit um ca. 150 Fuß niedergesenkt, so daß ihr Areal noch unendlich viel kleiner war. Dies und die oft langen Dürren haben die Flora sehr modifiziert, in der das Fehlen von Wasserpflanzen, Farnen und epiphytischen Orchideen sehr auffällt. Nun gibt es keine Pflanzen, deren kleine Samen zum Transport vom Wind geeigneter erscheinen, als Orchideen und Farne. Trotzdem nun jetzt Bedingungen auf der Insel gegeben sind, welche diesen Pflanzen die Existenz ermöglichten, fehlen sie doch bis auf ein Farnkraut. Sicher ist nun, daß auf der Hauptinsel die Vögel die Samen von Beeren, Früchten usw. verbreiten, aber wenn Wind und Vögel nicht einmal auf Büchsenschußweite von einer Insel zur andern die Pflanzen verbreiten, wie soll man da glauben, daß diese Verbreitungsmittel auf Hunderte, wo nicht gar Tausende von Kilometern wirksam seien?

Und doch, was wird nicht diesen Agentien zugemutet! Das Vorkommen identischer Pflanzen auf den antarktischen Inseln, von Hooker, dem Entdecker der Tatsache, schon richtig auf einstmalige große Ausdehnung antarktischer Landmassen bezogen, soll durch Vögel, Wind und Meer vermittelt sein. Der Annahme einer so enormen Verbreitung durch den Wind, etwa für Kompositen mit Pappus, steht schon die Annahme entgegen, daß auch die pappuslosen antarktischen Kompositen die gleiche Verteilung zeigen. Wallace erklärt das Wiederauftreten von Gattungen gemäßigter Breiten in den Anden als eine durch Wind und Vögel bewirkte Überführung von der kalifornischen Sierra Nevada nach den Anden, allein beide haben nicht eine einzige Spezies gemein.

Ich komme auf die Theorie der Andenwanderung weiterhin zurück. Hier sollte zunächst nur gezeigt werden, daß eine sorgfältige Prüfung der Tatsache die Theorie der Verbreitung von Samen auf riesige Entfernungen nicht bestätigt. Wenn wir z. B. finden, daß eine Orchideenart, *Bolbophyllum recurvum* Lindl., im tropischen Afrika und in Guiana heimisch ist, so wird man das nicht auf Übertragung durch Wind deuten dürfen, weil dieser Fall nur ein einzelner in der großen Menge identischer Species ist, darunter selbst Wasserpflanzen, und außerdem gerade *Bolbophyllum* eine der weitest verbreiteten und also wohl älteren Gattungen ist. Die Mehrzahl der Gattungen epiphytischer Orchideen hat viel engere Verbreitung und es scheint, daß die epiphytische Lebensweise in dieser Gruppe zum großen Teil erst während der Tertiärepoche erworben wurde. Daher erklärt sich auch ihr Fehlen auf den schon mesozoisch isolierten Sandwichsinseln.

Vögel. Es ist zur Genüge bekannt, wie viele Pflanzen durch Vögel verbreitet werden, indem dieselben Beeren, Früchte usw. verspeisen und mit den Faeces die Samen entleeren. Die Hauptgrundlage für diese Angelegenheit scheint auch heute noch die Darstellung von Darwin in der „Entstehung der Arten" zu sein. Ich habe diese Beobachtungen und Versuche nachgeprüft und bestätigt gefunden. Neues ergab sich mir aber bezüglich epiphytischer Pflanzen, resp. solcher, die epiphytisch entstehen. Einer der Charakterbäume der hiesigen Flora ist die Figueira *(Ficus tweediana)*. Es ist ein wahrer Genuß, einen solchen mächtigen Baum zu sehen, wenn er mit vielen Tausenden reifender Früchte beladen von Insekten und Vögeln belagert ist. Überall findet man dann im Vogelkot die Samen, aber nie entsteht ein einziger Schößling daraus. Erst allmählich kam ich dahinter, daß das, was mir anfangs Ausnahme schien, die Regel ist: der epiphytische Ursprung. Ich kenne aber auf meiner

Insel[1]) zurzeit nur eine junge Figueira auf einer noch lebenden *Erythrina crista galli*, ebenso eine auf einer benachbarten Insel. Jedenfalls kommt von den Millionen von Samen kaum einer jährlich zur Entwicklung, etwa wie bei so vielen tierischen Eingeweidewürmern, bei denen ja auch die enorme Zahl der Eier umgekehrt proportional ist der Chance, die zur Fortentwicklung nötigen Bedingungen anzutreffen. Ich vermute, daß auch die anderen hiesigen mehr den Urwald bevorzugenden Feigen ebenso entstehen; jedenfalls wird die Meinung von Wallace (die Tropenwelt p. 35), daß epiphytisch entstehende Feigen ein Charakteristikum der Tropen der östlichen Hemisphäre seien, danach zu modifizieren sein.

Genau ebenso wie diese und wohl die meisten tropischen Feigen entwickelt sich *Dodonaea viscosa*. Man trifft Stöcke, die dem Boden entsteigend sich völlig wie Lianen verhalten, allein nie sieht man sie frei emporwachsen. Sie senden an dem Aste resp. Stämmchen das Wirtes herab ihre hier und da anhaftenden Luftwurzeln, aus denen schließlich, wenn sie den Boden erreichten, der Stamm wird. Ich habe die mit sehr klebrigem Gewebe umgebenen Samen auf *Salix humboldtiana* ausgesät und sah sie keimen und sich wohl entwickeln; leider hat man mir später die Weiden abgehauen. Nun habe ich aber außerdem auch diese Samen in völlig intaktem Zustande im Vogelkot wiedergefunden und zwar noch umgeben von der zähklebrigen Hülle. Es wird also die klebrige Substanz in ihrer Anheftungsbefähigung nicht alteriert durch die Passierung des Vogeldarmes. Mit *Phoradendron*-Beeren, deren Samen ich auch auf passende Pflanzen säte,

---

[1]) Cf. meine Karte und sonstige Beschreibung (in Petermanns Mitteilungen 1887, p. 289 ff. Taf. XV) bezüglich der Inseln des Rio Camaquam an dessen Mündung in die Lagoa dos patos.

ist mir, obwohl ich den Beginn der Keimung sah, die Züchtung nicht gelungen, vielleicht, weil eingetretene Trockenheit sie unterbrach, vielleicht, weil es der vorherigen Passierung des Vogeldarmes bedarf, wie die Brasilianer das für *Ilex paraguayensis* versichern. Die auffallenden Farben vieler Früchte dienen daher als Lockmittel für Vögel, auch da, wo man es kaum erwarten sollte. So habe ich gesehen, wie unsere hiesigen großen Tyranniden reife Schoten des Cayennepfeffers fressen und die Beobachtung noch durch die Sektion gesichert. Auch Ridley drückt sein Erstaunen darüber aus, daß die überaus scharfen Früchte von *Sapium* gleichwohl von den Vögeln gefressen werden, welche solchermaßen sie über die ganze Insel reichlich verbreiten, sowie über die Nebeninseln.

Daß in Fällen wie dem letzteren diese Vögel die Verbreitung vermitteln, ist nicht zu bezweifeln. Es ist auch möglich, daß Grisebach (II. p. 512) Recht hat, wenn er die Verbreitung der Laurineen über Madeira und die Kanaren den Tauben zuschreibt; es ist aber eine Annahme und zwar keine zwingende, wenn man die ganze Vegetation dieser Inseln für importiert ausgibt. Daraus, daß Vögel hinfliegen, folgt höchstens, daß die Vegetation importiert sein kann, nicht, daß sie es sein muß. Einen sehr beachtenswerten Einwurf gegen die Theorie der ehemaligen Landverbindung bildet allerdings das von Wallace erwähnte Fehlen aller mit großen Früchten versehenen Bäume, d. h. zumal der Cupuliferen. Hier kommt aber auch in Betracht, ob nicht trotz ihres geologisch hohen Alters diese Bäume in ihren recenten Vertretern sich etwa erst spät-tertiär auf den von Engler (II. p. 209 u. 213) angedeuteten Wegen verbreiteten, daher sie dann nach den frühzeitig isolierten Inseln nicht gelangen konnten. Diese Frage ist jedenfalls eingehender Studien würdig.

Engler nimmt doch wohl mehr als nötig[1]) auf die Verbreitung von Pflanzen durch Vogelmist Rücksicht, und wenn er (I. p. 108) äußert, daß wir über die Tätigkeit der Vögel bei Pflanzenwanderungen noch im unklaren sind, wenn er für die Beziehungen zwischen mediterraner und Kapflora diese Mitwirkung ausschließt und sie in anderen Fällen als ganz unsicher ansieht, so erscheinen seine bezüglichen Bemerkungen viel mehr als Konzessionen herrschenden Ideen gegenüber, denn als zwingende Resultate eigener Forschung. Von diesen Ideen dürfte man aber mehr und mehr zurückkommen, resp. sie auf bescheidenes Maß beschränken. Ist es überhaupt sicher, daß Zugvögel mit vollem Magen auf die Reise gehen? Engler (I. p. 180) weist selbst darauf hin, daß ein voller Kropf, der wohl beim Fliegen hinderlich sein mag, durch Ausbrechen beim Flug erleichtert wird. Wenn es sich bestätigt, daß viele der von weiter Reise anlangenden Zugvögel nicht einen leeren, sondern einen mit Steinen gefüllten Magen darbieten, so ist überhaupt den an Vogelzug anknüpfenden Spekulationen der Boden fast ganz entzogen. Aber auch hiervon abgesehen, habe ich in der Literatur keinen Fall finden können, der unzweifelhaft auf die europäischen Zugstraßen zu beziehen wäre. Hätten die Wandervögel die ihnen oft zugeschriebene Bedeutung für Verbreitung der Pflanzen, so würden die Zugstraßen der Vögel als deren Fäkalstraßen sich floristisch ebenso darstellen, wie etwa die prähistorischen Handelsstraßen aus den Fundstücken kartographisch rekonstruierbar sind. Von dem ist aber keine Rede. Engler weist (I. p. 144) darauf hin, daß, wenn der

[1]) So (II. p. 290) bez. *Caucalis melanantha* in Abessinien und Madagaskar u. a. ähnlich verbreitete Formen, deren Verbreitung kaum anders als durch Vögel zu erklären sei. Wenn aber Säugetiere und Süßwasserfische die gleiche Verbreitung besitzen, so gab es einst andere zur Verbreitung geeignetere geographische Bedingungen.

Transport durch Vögel wirklich von großer Bedeutung wäre, die Flora der beiden Küsten der Baffinsbai nicht so verschieden sein könnte, daß die Verbreitung der Pflanzen in den Abruzzen, Pyrenäen, Atlas und so weiter (I. p. 110) gleichermaßen widerspreche, und vielerlei anderes, was uns nötigt, die Erklärung anderswo als durch Vögelzüge zu suchen.

Wenn nun schon in beschränkten Grenzen die Vogelstraßen sich als von geringer Bedeutung für den Austausch der Florenelemente erweisen, was soll man dann erst sagen zu den Phantastereien, die gar vom Nordpol bis zum Südpol Vogelwanderungen als Verbreitungsmittel in Anspruch nehmen? Diese Albatroßtheorie stammt von Grisebach (II. p. 496). „Mit der Beute, die dieser Vogel verschlingt, kann er auch die Samen von Pflanzen, welche mit den Flüssen ins Meer gespült, in den Magen der Fische übergehen, in einzelnen Fällen ausstreuen, so daß sie an fernen Küsten aus seinem Dünger aufkeimen.“ Die ins Wasser gelangenden Früchte usw. werden in den Flüssen schon von den Süßwasserfischen gefressen. Ich habe das z. B. bei *Ficus tweediana* beobachtet, wo sich kaum eine Feige an der Oberfläche des Wassers zeigen kann, ohne schon von den *Tetragonopterus* ergriffen zu sein. Die wenigen, welche etwa doch bis ins Meer gelangen, sollen nun Seefische fressen, diese dann gleich vom Albatroß erhascht werden, der darauf gen Norden abgeht. Welchen Wert muß eine Theorie haben, die solche Hilfsmittel braucht, um sich halten zu können, und daß im Sinne dieser Theorie die Geschichte vom Albatroß Wichtigkeit hat, geht aus der liebevollen Vertiefung hervor, mit der Wallace p. 259 sie aufwärmt. Und doch ist daran alles auf falsche Voraussetzungen basiert. Der Albatroß stößt nicht auf Fische nieder, lebt mehr von Weichtieren und Aas, die beiden Arten der Küsten von Chili

Argentinien und Südbrasilien[1]) sind von jenen Nordamerikas verschieden, ihr Wohngebiet ist im Süden vorzugsweise zwischen 30 Grad und 40 Grad gelegen, obendrein noch wird ihre Verdauung als eine besonders rasche angegeben.

An derartigen abenteuerlichen Erklärungen fehlt es aber auch sonst nicht. Daß Heuschrecken anhaftende Sämereien nach den Kanaren hinübergetragen haben sollten (Grisebach II. p. 512), setzt für den, der eigene Erfahrungen hat, Bedingungen voraus, die kaum zutreffen; nachgewiesen ist nur und zwar durch Darwin, daß Heuschrecken keimfähige Grassamen im Darm enthielten. Auch die oft wiederkehrende Annahme vom Import von Samen durch Vögel, zwischen deren Gefieder sie stecken sollen, ist unstatthaft. Ridley (l. c. p. 14) läßt Samen von *Gonolobus micranthus* durch *Elaenea* eingeschleppt sein, da dieser Vogel sein Nest mit jenen Samen füttere. Ich habe oft in Nestern von *Elaenea* und anderen kleinen Vögeln Pappus-Samen usw. gefunden, nie aber an den brütenden Vögeln. Ich habe ausgedehnte Erfahrungen über die hiesige *Ornis* und darf für mein Urteil immerhin Beachtung beanspruchen. Niemals sah ich Sämereien im Gefieder und ich würde ein derartiges Vorkommnis für ein Märchen erklären, wenn nicht Engler (I. p. 179) angäbe, daß Kerner[2]) zugestehe, daß Vögel gelegentlich Samen im Gefieder tragen, und Homeyer es, wenn auch als Seltenheit, bestätige. Die betreffenden Samen mögen zum Teil vielleicht erst beim Sturz des geschossenen Vogels ins Gefieder gelangt sein, sollten sie aber dem Nest entstammen, so sind sie für die Verbreitung bedeutungslos, da der an sein Nest gebundene Vogel weite Wanderungen nicht unter-

[1]) *Diomedea melanophrys* Boie kommt bei Rio Grande do Sul vor, aber nicht sehr häufig. Ein totes Exemplar fand ich nach Sturm an der Küste.

[2]) Österr. bot. Zeitschr. 1879 p. 213.

nimmt. Auch v. Kerner mißt daher den Zugvögeln für die Verbreitung der Pflanzen ebenso wie Engler nur beschränkte Bedeutung bei und ich muß mich ihnen darin ganz anschließen.

Meeresströmungen. Wie die Samen der Süßwasserpflanzen zumeist im Wasser und durch das Wasser verbreitet werden, so gibt es auch Pflanzen, welche an den Gestaden des Meeres wachsen, zeitweise oder regelmäßig mit den Wurzeln in Meerwasser getaucht, und deren Verbreitung daher auch durch das Meerwasser besorgt wird, sei es daß sie wie *Rhizophora mucronata* u. a. schon mit ausgekeimtem Samen ins Meer fallen oder in eine zum Schwimmen geeignete Samenhülle eingeschlossen sind. Fast alle hierher gehörigen Beobachtungen beziehen sich auf die vulkanischen Inseln oder Korallenriffe der Südsee. Nicht selten erhebt sich, oftmals nur für kürzere Zeit, eine vulkanische Insel, die dann durch angeschwemmte Samen eine kärgliche Vegetation erhält. So entdeckte 1867 das englische Kriegsschiff Falcon in der Tongagruppe die Falconinsel als eine Untiefe, an der man 10 Jahre später Rauch aufsteigen sah und wo sich 1885 die 75 m hohe Insel erhob. Diese ward 1889 von der Egeria[1]) besucht. Die Flora beschränkte sich auf zwei kleine Kokospalmen und drei nicht näher bezeichnete Pflanzen, außerdem traf man gestrandete Früchte von *Pandanus* und *Barringtonia*, von Tieren einen Regenpfeifer (*Actites incana*) und eine Motte. Beobachtungen über die erste Vegetation solcher Inseln teilte kürzlich C. M. Woodford[2]) mit. Neu entstandene Koralleninseln erhalten danach ihre erste Vegetation meist durch solche angeschwemmte Sämereien, die längeren Aufenthalt im Seewasser vertragen, so

[1]) Cf. Proc. R. Geogr. Soc. VII. 1890, p. 157.
[2]) Proc. Geogr. Soc. 1890, p. 395.

Casuarinen. *Tournefortia argentifolia, Scaevola koenigi, Guettarda speciosa, Calophyllum inophyllum, Pandanus.* Die Flora bleibt auf diese Pflanzen beschränkt, wenn die Insel so fern von anderen liegt, daß Landvögel sie nicht erreichen können, andernfalls sind es namentlich die Tauben, welche Feigen, Canariennüsse usw. zuschleppen, und Woodford traf solche einmal 40 engl. Meilen von den Salomoninseln entfernt auf See.

Besonders genau hat Schimper[1]) diese Strandvegetation und ihre Verbreitung studiert. *Rhizophora, Barringtonia, Nipa* und *Ipomoea pes caprae* sind die Vertreter der vier charakteristischen Formationen dieser indomalayischen Strandvegetation, die 48 Arten von Dicotyledonen umschließt. Die ostafrikanische Mangrove ist schon etwas verarmt, aber von rein ostindischem Charakter, die westafrikanische ist sehr viel ärmer und aus anderen Arten gebildet, die ihrerseits in Südamerika und Westindien wiederkehren, wo auch die obengenannte *Ipomoea* sich findet. Über Australien hin nach der Südsee verarmt diese Strandflora sehr rasch und nur einige wenige ihrer Glieder erreichen die Marquesas- und Sandwichsinseln. Bezüglich der Verbreitungsmittel nimmt Schimper an, daß Vögel und Wind nur kleine Samen forttragen und nur auf relativ kurze Strecken, dagegen spielen die Meeresströmungen eine große Rolle in der Verbreitung dieser Samen, die abgesehen von der viviparen *Rhizophora* mit wasserdichten Schalen und Schwimmvorrichtungen versehen sind.

Hier haben wir es zum ersten Male mit sicheren Tatsachen zu tun und sehen die Verbreitung dieser Pflanzen und die Verbreitungsmittel im Einklang. Zweifelhaft kann nur bleiben das Verhältnis zwischen der westafrikanischen und

---

[1]) A. F. W. Schimper, Die indomalayische Strandflora. 1891. cf. auch Englers (Entwicklungsgesch. II. p. 182) Auszug aus Jouans Arbeit über die Vegetation der Marquesasinseln.

der südamerikanischen Mangrove, das meines Erachtens nur durch alte Landverbindung sich erklärt. Wäre die Verbreitung dieser schwimmenden Samen und Keime eine unbegrenzte, so hätten sie auch die Galapagos und die amerikanische Westküste erreichen müssen. Das ist aber nicht der Fall; die wenigen Arten, die von Californien bis Peru gefunden werden, sind mit jenen Westindiens identisch und sind also seit der Miocänformation von ihnen abgetrennt, ohne sich verändert zu haben. Nichts steht daher der Annahme im Wege, daß schon eocän dieselben Arten an dem Nordgestade des archhelenischen Kontinents entwickelt waren, dessen ursprünglich einheitliche Strandflora also wohl schon damals sich in eine westliche und östliche Hälfte gliederte. Dagegen lassen sich keine Tatsachen anführen, welche einen Samentransport von Afrika nach Südamerika wahrscheinlich machen. Wallace hielt Fernando Noronha für eine ozeanische Insel, die durch Meeresströmungen usw. ihre erste Flora erhielt, also von Afrika her. Die Flora ist jedoch ohne Spur speziell afrikanischer Züge, vielmehr ebenso wie die Tierwelt brasilianischen Ursprunges. Daß auch von der brasilianischen Küste her gelegentlich Samen dahin getrieben werden können, geht wohl daraus hervor, daß Ridley bei der Suche nach angeschwemmten Samen nur solche von *Mucuna urens* traf. Solche *Mucuna*-Samen sind auch die einzigen, die ich an den sandigen Gestaden der Lagoa dos patos sammelte. Sie keimen hier aber so wenig wie in Fernando Noronha, denn die Pflanze ist keine Strandpflanze, sondern eine Schlingpflanze des Waldes. Ridley versichert ausdrücklich, daß die Pflanze auf Fernando Noronha fehlt.

Es ist somit klar, daß es einige Dutzend Strandpflanzen gibt, welche durch das Meer verbreitet werden, allein es ist eine ungeheuerliche Übertreibung, hierauf hin die ganze Flora der ozeanischen Inseln von Meeresströmungen, Vögeln, Wind

usw. abzuleiten, wie das Darwin, Wallace und Grisebach meinten. Auch hier sehen wir wieder die nüchternen Tatsachen in grellem Widerspruche mit den gewagten Hypothesen, die sie erklären sollen. Ich kenne die südamerikanische Küste an vielen Stellen von Rio bis Montevideo, allein nirgends liegen die Verhältnisse so, daß angeschwemmte Samen Aussicht auf Ansiedelung hätten. Nur an Flußmündungen und in Buchten trifft man die aus wenigen Arten bestehende Mangrove, im übrigen felsige Ufer oder flachen Sandstrand. Hier keimt nichts, und selbst wenn die Samen etwas landeinwärts vom Winde getrieben würden, geraten sie auf Dünen oder Camp. Nirgends in der einförmigen Campvegetation der öden Küste trifft man etwaige fremdartige resp. nicht ohnehin im Lande weitverbreitete Typen der Flora. Daß viele Samen mit Strömungen, in hohen Breiten wohl auf Eisbergen verbreitet werden, ist richtig, nicht aber, daß sie am Meeresstrande wachsen können. Schon 1700 behauptete Sloane, daß der Golfstrom die Samen von *Abrus precatorius* L. an die Küsten von Schottland treibe, und dieser Samentransport ist seitdem sowohl für England als für die Canaren, Azoren usw. vielfach bestätigt, nirgends aber haben sie sich angesiedelt, nicht einmal die obengenannte Spezies, die doch zur Strandvegetation gehört. Von der Seekokospalme der Seychellen weiß man, daß von den Strömungen ihre Früchte bis nach Sumatra über das Indische Meer hin verbreitet werden, ohne daß doch dadurch irgendwo diese Palme angesiedelt worden wäre. Welche Ungereimtheit liegt darin, die Flora der Sandwichsinseln für eine eingeschleppte zu halten und sich vorzustellen, daß fast alle, auch die entlegensten Gebiete der Erde, selbst Inseln wie Ceylon, die Mascarenen usw., durch Meeresströmungen Vertreter ihrer Flora nach diesen Inseln abgesandt haben. Die für eine solche Erklärung nötigen Hypothesen finden bei gewissen-

hafter Prüfung keine Bestätigung, und darum muß die Erklärung falsch sein.

Zusammenfassung. Bezüglich der Verbreitung der Pflanzen bestehen dieselben Gegensätze der Auffassung, wie bezüglich jener der Tiere. Die eine beansprucht, mit den teils nachweisbaren, teils vermuteten Verbreitungsmitteln der Organismen bei der gegebenen oder aber in geringen Grenzen modifizierten Anordnung der Erdteile die Probleme der geographischen Verbreitung der Organismen (Biogeographie) lösen zu können, die andere hält diese Verbreitungsmittel dazu für nicht ausreichend und postuliert eine ehemalige andere Anordnung und Verbindung der Kontinente. Wenn sich nachweisen läßt, daß die Verbreitung der Landschnecken, der Süßwassermollusken, Reptilien usw. nicht ohne alte, längst untergegangene Landbrücken zu verstehen ist, so müssen die Resultate geographischer Forschung notwendig auch für phytogeographische Studien maßgebend sein, denn wo Landtiere sich verbreiteten, fehlten auch Pflanzen nicht. Um so zwingender wird diese Nötigung, wenn eine unbefangene Prüfung uns zeigt, daß auch botanisch die Lehre von der Unveränderlichkeit der Kontinente unhaltbar ist, weil die zur Besiedelung entlegener Inseln oder für den Austausch zwischen entfernten Kontinenten postulierten Faktoren nur Phantasiegebilde sind. Durch die Meeresströmungen werden nur Strandpflanzen verbreitet, durch den Wind werden Samen nur in sehr beschränkten, durch Vögel in weiteren, aber nicht in enormen Grenzen verbreitet. Die wirklich nachweisbaren Verbreitungsmittel reichen daher nicht im entferntesten hin, um die heutigen Verbreitungsgrenzen der Organismen zu erklären, auch nicht bei Erweiterung des Gebietes durch die Hinzurechnung der untergetauchten Landmassen bis zur Tausendfadenlinie, ja nicht einmal bei Ausdehnung auf die Zweitausend- und Dreitausendfadenlinie.

III. Der Austausch der Floren von Nord- und Südamerika.

Eine der merkwürdigsten Erscheinungen auf phytogeographischem Gebiete ist das Auftreten arktischer Arten im antarktischen Südamerika. Eine ähnliche Erfahrung lehrt die Verbreitung der Tiere, und hier bot sie Wallace Anlaß zur Annahme von wiederholten und zuletzt längs der Grate der Anden erfolgten Einwanderungen von Norden gen Süden. In seiner Geograph. Verbreitung der Tiere (G. V. I. p. 53) bemerkt er, daß die Anden tertiär, als sie etwa zur Hälfte ihrer Höhe gehoben waren und als Patagonien noch nicht aus dem Wasser emporragte, eine Straße für die Einwanderung der Arten der nördlichen gemäßigten Zone abgaben, und daß zur Eiszeit, als die Anden bereits zur jetzigen Höhe erhoben waren, nördliche Typen von Schmetterlingen und Käfern über die ganze Kette des Felsengebirges und der Anden bis nach Patagonien wanderten. So vollzog sich zwar zu verschiedenen Malen aber stets von Nordamerika aus die Besiedelung Südamerikas.

In seinem Island Life (p. 520 ff.) dehnt Wallace diese Theorie auch auf die Pflanzen aus, sowie auf die außer der Andenkette gelegenen Teile Südamerikas von Gebirgscharakter. „Die großen Gebirgsmassen von Guiana und Brasilien z. B. müssen, bevor ihre Sedimentbedeckung durch Denudation beseitigt wurde, sehr viel höher gewesen sein, und sie mögen so die Südwärtswanderung von Pflanzen unterstützt haben, bevor die Hebung der Anden beendet wurde. Die gegenwärtig fast ununterbrochene Kette von Gebirgen und Hochland, welches die arktischen mit den antarktischen Ländern in Verbindung setzt, ist nur am Isthmus von Panama in einer Distanz von ungefähr 300 Meilen unterbrochen. Solche Distanzen sind keine Barrieren für die Verbreitung der Pflanzen. Daher finden wir nicht nur eine

große Anzahl nordischer Gattungen und Arten längs dieser Wanderungsroute verbreitet, sondern in Südchili und Feuerland sehen wir sie geradezu einen großen, wichtigen Anteil der gesamten Vegetation bilden".

Diese ganze Darstellung ist eine sonderbare Mischung von richtigen und verkehrten Angaben. Zunächst einige Korrekturen. Es ist vollkommen unrichtig, daß im älteren oder mittleren Tertiär Patagonien noch unter Wasser gewesen sei. Die eocäne Säugetierwelt von Patagonien ist eine ganz unglaublich reiche. Schon hunderte von Arten hat man aus ihr beschrieben, ebenso eine Reihe von straußartigen Riesenvögeln von immensen Dimensionen. Nur sehr ausgedehnte Landmassen konnten diese reiche Fauna ernähren. Es ist daher völlig falsch, wenn man die südliche Zuspitzung Amerikas zum Ausgangspunkt weitgehender Spekulationen macht. Diese antarktische Landmasse kann damals nicht mit Nordamerika in Verbindung gestanden haben, denn es fehlen in Patagonien speziell nordamerikanische Typen, aber es finden sich solche von Europa und Australien.

Ein zweiter geologischer Irrtum ist die Annahme, daß Brasilien tertiär ein sehr viel höheres Bergland gewesen sei. Brasilien war schon in der ganzen mesozoischen Epoche Festland, so daß während dieser ganzen Epoche die Denudation schon an der Zerstörung paläozoischer Sedimente tätig war. Die Gebirgszüge müssen größtenteils erst tertiär entstanden sein, denn die jetzt getrennten Flußsysteme bieten in ihrer Fauna vielfach eine Übereinstimmung dar, welche nur durch die Unterbrechung eines ehemaligen Zusammenhanges sich erklärt. Von Rio Grande do Sul bis zum Amazonas haben alle Küstenflüsse eine Anzahl Süßwasserfische gemeinsam. Indem ich auf meine Arbeit über geographische Verbreitung der Unioniden verweise, bemerke ich nur noch, daß diese aus zoogeographischen Tatsachen er-

schließbare Ansicht auch durch geologische Beobachtungen gesichert wird. So wies Gorceix nach, daß tertiäre Binnenseen sich an der Stelle befanden, wo heute die Wasserscheide ist zwischen dem Küstenflusse Rio Doce und dem zum S. Francisco fließenden Rio das Velhas.

Will man somit nicht in Widerspruch treten zu geologisch festgestellten Tatsachen, so darf man bezüglich Amerikas zweierlei nicht vergessen: daß vor und bei Beginn des Tertiärs das Kreidemeer Nord- und Südamerika trennte, daß Patagonien nur der Ausläufer immenser antarktischer Landmassen war, an die auch Neu-Seeland und Australien angeschlossen waren. Stellen wir uns nun vor, welcherlei Austausche der Floren überhaupt in Südamerika möglich waren. Zunächst mußte die antarktische Landmasse eine einheitliche Flora tragen. Dies steht im Einklang mit der Tatsache, daß zahlreiche identische und vikarierende Spezies von Pflanzen in Patagonien und Chili einerseits, in Australien und seiner Umgebung bis Neu-Seeland andererseits vorkommen. Diese Arten konnten entsprechend der Hebung der Anden sukzessive großenteils bis zu den Anden von Peru und Kolumbien vordringen, nicht aber bis zu den Felsengebirgen. Tatsächlich gibt es auch nicht eine einzige Glacialpflanze, welche den Anden und den Felsengebirgen, oder der Sierra Nevada gemeinsam wäre. Andererseits mußte sich pliocän über die von Westindien und Zentralamerika gebildete Brücke ein enorm ergiebiger Austausch von Pflanzen vollziehen. So kommt es, daß von Bolivia und Brasilien bis nach Mexiko unzählige Arten verbreitet sind, und daß die Glieder dieser Flora gemeinsame Schicksale erleiden konnten. Entsprechend der Hebung der Anden und der mexikanischen Gebirgszüge konnten viele bis dahin rein tropische Arten mehr und mehr dem Standorte im Gebirge sich anpassen, so daß sie nur an diesen gebirgigen Fundorten sich erhielten. So

kommt es, daß von Mexiko bis Peru identische Arten von Land- und Wasserpflanzen, von Pflanzen der Ebene, der Waldungen und der Gebirge verbreitet sind, daß aber weder Glieder der arktisch-alpinen Flora Nordamerikas nach den Anden und Patagonien, noch auch antarktische Pflanzen nach den Gebirgen von Nordamerika gelangten. Die antarktischen Arten, von denen einige weit über die Anden sich verbreiteten, gehen nicht über den Isthmus von Panama hinaus. So hat schon Grisebach angegeben (II. p. 446 ff.).

So sehen wir, daß die geographische Verbreitung gerade den Austausch erkennen läßt, den man erwarten konnte, daß dagegen der kühne Sprung über Zentralamerika vom Peak von Veragua bis zu den Anden von Neu-Granada nur ein Gebilde der Wallaceschen Phantasie ist. Fände durch Vögel und Wind eine Übertragung auf solche Distanzen hin statt, so müßten eben auch die arktisch-alpinen Pflanzen der Felsengebirge nach den Anden gelangt sein. Vögel haben keinen Anlaß, so riesige Entfernungen in einem Zuge zurückzulegen, Zugvögel im Sinne wie in Europa gibt es in Südamerika überhaupt nicht, und nirgends auf der Erde sind die Vögel der Tropen Zugvögel. Wäre der Wind auf solche Entfernungen maßgebend, so hätte er die Samen andiner Kompositen nach den Felsengebirgen, oder die leichten Samen der *Rhododendron* nach den Anden tragen können und müssen, wo sie eben so gut wie auf dem Himalaya oder auf den Hochgebirgen von Java passende Existenzbedingungen hätten finden können. In Wahrheit ist weder der Wallacesche Salto mortale über Zentralamerika, noch auch die zufällige Verbreitung von Samen durch Wind, Vögel usw. als bedeutungsvolles und auf weite Entfernungen wirkendes Moment im Austausche der Floren von Nord- und Südamerika nachweisbar.

Betrachten wir nunmehr zunächst die arktisch-alpinen Gattungen, welche in den Anden vertreten sind. Engler

(II. p. 94) führt in einer Liste identischer Arten von Südamerika und Australien und Neu-Seeland drei an, welche „vom antarktischen Amerika über den Äquator hinweg bis Nordamerika verbreitet sind": *Daucus brachiatus, Crantzia lineata, Myosurus aristatus.* Nach Engler würde die Wanderung dieser Arten über die Felsengebirge und Sierra Nevada, von da nach den Anden, über sie bis zur Magellanstraße und dann durch die antarktische Drift nach Australien usw. erfolgt sein. Engler[1]) steht in diesen Fragen ganz auf dem Standpunkte von Wallace. Unter diesen drei Arten ist aber nur eine, die *Crantzia*, welche auch auf den Anden nachgewiesen ist, es fehlt also die tatsächliche Unterlage für die andine Wanderungslinie. *Myosurus aristatus* tritt in Chili und wieder in Kalifornien auf. Da *Myosurus*-Arten auch als Ackerunkräuter verschleppt wurden, ist Vorsicht geboten, im übrigen aber kommen tatsächlich Pflanzenwanderungen an der Westküste von Chili bis Kalifornien vor, diesen würde sich *Myosurus aristatus* anreihen; eine arktisch-alpine, über die Anden gewanderte Art ist sie nicht.

Es gibt noch eine Anzahl weiterer nordischer Arten, welche antarktisch wieder auftreten, so *Gentiana prostata, Trisetum subspicatum, Primula farinosa* var. *magellanica* u. a., keine einzige von ihnen aber ist andin, *Primula*-Arten fehlen sogar völlig in den Anden. Wie kann man nun diese Arten als arktisch-alpine Einwanderer über die Anden ansehen? Es gibt im Gegensatze hierzu einige weitverbreitete Arten der südamerikanischen antarktischen Flora, welche sich über ganz Südamerika bis Zentralamerika verbreiten, aber diese Pflanzen überschreiten, wie zuerst Grisebach (II. p. 615) hervorhob, nicht den Isthmus von Panama. Unrecht hat hierin Grisebach nur bezüglich der *Drimys winteri*, welche

---

[1]) cf. Bd. II. p. 149, 175, 198 usw.

in einigen Varietäten doch noch bis Mexiko vorkommt, aber auch sie ist weder in Südamerika noch in Mexiko alpin. Es ist dies also eine jener gegen Temperaturdifferenzen fast indifferenten Pflanzen, die weder megatherm noch mikrotherm sind und die ich heterotherm zu nennen vorschlage. Da die zentralamerikanische Landbrücke nie eine Eiszeit erlebte, so konnte über sie hin nur ein Austausch von megathermen oder von heterothermen Pflanzen erfolgen.

Wenn wir nun gleichwohl auch arktisch-alpine Genera an der voraussichtlich von Norden her erfolgten Einwanderung teilnehmen sehen, so darf man doch nicht außer acht lassen, daß mikrotherme Pflanzen nicht stets mikrotherm gewesen zu sein brauchen, sondern früher auch heterotherm sein konnten, wie so viele andere Pflanzen noch heute. So ist z. B. unter den Kruziferen *Draba* arktisch und antarktisch, *Lepidium* fast kosmopolitisch, aber den hohen Norden und die Hochgebirge meidend, *Nasturtium* tropisch und boreal. *Ranunculus, Polygonum* u. a. findet man vom hohen Norden an durch alle Klimate. *Stellaria media, Samolus valerandi, Veronica anagallis, Parietaria debilis* u. a. kosmopolitische Arten sind gegen Klimadifferenzen unempfindlich oder sie müssen es, als sie über die Tropen hin sich verbreiteten, gewesen sein. Andere Arten sind nur in subtropischen Gebieten kosmopolitisch wie *Vallisneria spiralis, Limosella aquatica* usw. Nichts kann uns nötigen zu glauben, daß mikrotherme Pflanzen stets mikrotherm waren. Instruktiv sind darin die Gramineen. Viele gemeine nordische Arten von *Poa, Festuca* usw. erscheinen antarktisch unverändert wieder. Wenn sie daher jetzt in den Tropen fehlen, so kann dies doch nicht von jeher der Fall gewesen sein und daher finden wir einzelne Arten darunter, die in tropischen Hochgebirgen wie *Phleum alpinum* noch Stationen bewahrt haben, nur in vikariierenden Formen erscheinen. Ähnlich steht es bei den Tieren. Die

Lamas u. a. Aucheniaarten der Anden fehlen jetzt den Tropen, sind aber doch durch sie pliocän von Nordamerika her eingewandert. Genau ebensogut können auch *Saxifraga*, *Vaccinium*, *Valeriana*, *Bartsia* usw. die Tropen tertiär passiert haben. Die Gattungen *Rhinoceros* und *Elephas* sind heute exquisite Megathermen, und doch finden sich Vertreter von ihnen unter jener diluvialen Säugetierfauna Europas, welche den Unbilden der Eiszeit erfolgreich Widerstand zu leisten vermochte!

Wenn aber Engler (II. p. 328) meint, gewisse Gruppen, wie echte *Saxifrageae*, *Valerianaceae*, *Ribes* usw., welche jetzt unter den Tropen nur in den höheren Regionen der Gebirge angetroffen werden, müssen vor der Ausbildung der gegenwärtigen Höhendifferenz zwischen den Hochgebirgen und dem Meere dem tropischen Gebiete ganz gefehlt haben; es müssen daselbst nur Megistothermen[1]) existiert haben, so kann nach dem eben Bemerkten diese Folgerung nicht als begründet anerkannt werden. Jede einzelne Gattung und Art hat ihre besondere Geschichte und davon hängt großenteils ihre Verbreitung ab. Es wird auch botanisch Gattungen geben, die von jeher megatherm waren, und andere, die es erst miocän, pliocän oder pleistocän wurden. So läßt sich, glaube ich aus der Verbreitung der *Rhododendron* dartun, daß sie bereits pliocän dem Klima der gemäßigten Zonen oder Standorte angepaßt waren. Arten von *Rhododendron* finden sich in der holarktischen Region, kehren im Himalaya, in Java u. a. asiatischen Inseln wieder, haben sogar mit einer Art Nordaustralien erreicht, fehlen aber in Neu-Seeland, Polynesien und Süd-

---

[1]) In Widerspruch hierzu und in Übereinstimmung mit meiner Darstellung nimmt Engler (II. p. 101) an, daß der große Formenkreis der Bartsien sich in früherer Zeit auch einmal über das äquatoriale Gebiet hinweg erstreckte, wie noch jetzt die Arten von *Castilleja* von Brasilien bis Nordamerika verbreitet sind.

amerika. Sie müssen also vor der miocänen, aber nach der eocänen Formation sich im indoaustralischen Gebiete verbreitet haben, damals als megatherme resp. heterotherme Tropenpflanzen. Als aber zu Ende der Miocänformation Nord- und Südamerika in Verbindung traten, gab es schon keine megatherme *Rhododendron* mehr. Deshalb konnten sie die Anden nicht erreichen, wogegen eine sehr nahe stehende Gattung *Bejaria* in Mexiko wie auf den Anden die Alpenrosen vertritt, und diese Gattung ist so wenig andin wie alpin, daß sie auch in Florida und an der Küste von Georgia noch gedeiht.

Auch die paläontologischen Befunde lehren ja, daß die einzelnen Gattungen nicht von jeher die gleichen Ansprüche an Wärme und Klima erhoben, so daß wir fossil Pflanzengemeinschaften in Europa antreffen, welche heute Glieder verschiedenartiger Provinzen darstellen. Und dies dauerte bis fast zur Eiszeit hin an, denn in den oberpliocänen Schichten von Niederrad und Höchst am Main finden sich nach Geyler und Kinkelin[1]) neben *Juglans, Aesculus, Carya, Liquidambar* auch *Corylus avellana, Betula alba, Picea vulgaris* usw. und sogar zwei heute in den Alpen wachsende Kiefern, *Pinus cembra* und *montana*.

Wir werden im folgenden sehen, daß diejenigen Gattungen, welche aus Nordamerika nach Südamerika eingewandert sind, durchaus unter diese Gesichtspunkte fallen. Man könnte fast sagen, alpine Gattungen existieren in den Anden gar nicht. Die Vegetation der Anden stimmt im Norden vielfach mit jener Mexikos, im Süden mit jener des antarktischen Amerika überein, außerdem sind Elemente der neotropischen Flora, wie *Chusquea, Opuntia* usw., sodann endlich die holarktischen Eindringlinge in ihr vertreten. Diese letzteren aber sind

[1]) Abh. der Senckenbergschen Naturf. Ges. 1887.

nicht im mindesten auf die Anden beschränkt, es gibt von ihnen andine Arten neben solchen der tropischen oder subtropischen Regionen, es gibt aber in letzteren auch Vertreter holarktischer Genera, welche nicht in den Anden vorkommen. Zu den Familien, die von Nordamerika her einwanderten, gehört u. a. jene der *Caprifoliaceen* mit den Gattungen *Viburnum* und *Sambucus;* in der Liste andiner Pflanzen von Weddell kommt aber von ihnen nur eine einzige Art vor, *Sambucus peruviana,* und diese existiert noch im subtropischen Argentinien. *Viburnum* kommt auch in Zentralamerika und Jamaika vor. *Alchemilla pinnata, Gentiana cuspidata, Senecio albicaulis, Aster marginatus, Erigeron cinerascens, Hieracium frigidum* und viele andere Arten sind in den Anden verbreitet, aber auch im subtropischen Argentinien nach Lorenz. Das sind also Arten, die in den Tropenwaldungen der südbrasilianischen Region ebensogut gedeihen, wie in 4000 Meter Höhe auf den Anden. Neben solchen heterothermen Arten gibt es dann natürlich unzählige, welche jetzt nur noch andin oder nur noch subtropisch vorkommen, in ersterem Falle aber früher ebenfalls heterotherm waren. Man muß sich eben doch nur in Erinnerung behalten, daß auch in der südbrasilianischen Region und in den subtropischen Waldgebieten Argentiniens massenhaft Arten von *Ranunculus, Clematis, Anemone, Rubus, Alchemilla, Valeriana, Gnaphalium, Senecio, Plantago, Gentiana* usw. vorkommen, es wäre somit gänzlich verkehrt, mit diesen Gattungsnamen ohne weiteres die Andenwanderung zu verknüpfen. Sie alle sind über rein tropische Gebiete eingezogen und je nach ihren Eigentümlichkeiten sind sie entweder in tropischen Gebieten oder in subtropischen geblieben oder sie haben sich nur in gemäßigten Breiten erhalten, sei es in der Ebene oder auf den Anden. Sehr viele dieser Arten, welche das mexikanische Hochland mit den Anden gemein hat, sind auf das Gebirge von Kolumbia

bis Peru beschränkt, andere im Gegenteil treten erst weiter südlich in Chili auf und im Norden in Kalifornien, allein auch das sind keine speziellen Alpenwanderer. *Anemone decapetala* wird gefunden im westlichen Nordamerika, in Chili, aber auch im subtropischen Argentinien. Auch die *Acaena*-Arten sind nicht an die Anden gebunden und *Acaena laevigata*, die einzige Art, welche von Patagonien bis Mexiko reicht, fehlt in Weddells Liste andiner Pflanzen, so daß ihre Verbreitung jener von *Drimys winteri* ganz entspricht.

Wie man auch die Frage beleuchtet, stets ergibt sich, daß die von Norden her eingewanderten Gattungen als megatherme Tropenpflanzen einwanderten, daß sie zwar zum Teil der andinen Flora sich einverleibten, daneben aber großenteils auch in den subtropischen Waldgebieten persistierten. Wenn wir aber nun wissen, daß einst ausgedehnte Landmassen antarktisch existierten, so darf die Anwesenheit dieser holarktischen Gattungen nicht auf Einwanderung aus Nordamerika bezogen werden, wo dieselbe Gattung auch in Neu-Seeland, Australien usw. wiederkehrt. Daß ein großer Teil dieser Gattungen der gemäßigten Zone in Wahrheit antarktischen Wanderungen entstammt, kann kaum bezweifelt werden. So sind *Ranunculus*, *Rubus*, *Potentilla*, *Geum*, *Epilobium*, *Veronica*, *Gentiana*, *Senecio*, *Gnaphalium*, *Plantago* u. a. außer in der holarktischen Region und im südlichen Südamerika auch in Australien, Tasmanien und Neu-Seeland vertreten. Ihnen schließen sich viele andere an, welche auf die südliche Halbkugel beschränkt sind. Die Liste dieser Pflanzen gab Hooker, eine abgekürzte, die weiter verbreiteten Arten weglassende Wiederholung bringt Engler (II. p. 94), welcher auch die zahlreichen vikariirenden Spezies zusammenstellt. Stellen wir uns nun vor, daß diese weitverbreiteten Arten einst von den antarktischen Landmassen, mit denen auch die Sandwichsinseln nah zusammenhingen, sich weithin ver-

breiteten, so ist doch klar, daß sie nach der Zerlegung des ungeheuren Areales in zahlreiche Stücke nicht auf allen gleichmäßig sich erhielten, so daß von den in Südamerika vertretenen Gattungen einzelne im ganzen altozeanischen Florengebiete, andere nur in Teilen desselben sich erhielten. So ist *Nertera depressa* von den Sandwichsinseln über Neu-Seeland und Australien bis zum südlichen und andinen Südamerika verbreitet, *Fragaria chilensis* findet sich ebenfalls auf den Sandwichsinseln, fehlt aber in Neu-Seeland usw., die Gattung *Osteomeles* hat das andine Südamerika lediglich mit den Sandwichsinseln gemein. Wenn nun dort einzelne Formen sich erhielten, welche in Australien und Neu-Seeland ausstarben, so kann auch in Südamerika ein und die andere Gattung sich erhalten haben, welche in Australien und Neu-Seeland erloschen ist. Dies kann gelten von *Vaccinium*, welches übrigens auf den Sandwichsinseln wiederkehrt, ebenso wie *Aster* und *Erigeron*. Letztere beiden Gattungen sind auch auf den Alpen von Neu-Guinea nachgewiesen. Daß die südamerikanischen *Veronica* nicht mit den nordamerikanischen verknüpft sind, sondern mit denen von Neu-Seeland, erkennt auch Engler an (II. p. 100), und ebenso bezüglich *Fagus*, indem die Arten des antarktischen Amerika sich den übrigen antarktischen der Sektion *Notofagus* anreihen, nicht den holarktischen. Die antarktischen *Caltha*-Arten von Südamerika können nicht von den holarktischen abgeleitet werden, sondern gehören mit jenen der übrigen antarktischen Gebiete in dieselbe Sektion. Diese Übereinstimmung zwischen den antarktischen Gebieten ist so ausgesprochen, sei es in identischen oder vikariirenden Arten oder Gattungen, sei es in bestimmten Familien, daß ich um so weniger auf sie hier einzugehen brauche, als ja schon Engler das eingehend durchführte.

Besonders muß noch auf die Verbreitung der Koniferen hingewiesen werden. Im südlichen Amerika trifft man *Podo-*

carpus und *Araucaria* ziemlich weit verbreitet und im antarktischen Gebiete auch *Fitzroya, Dacrydium, Libocedrus.* Alle diese Koniferen sind im australisch-neuseeländischen Gebiete weit verbreitet und entstammen somit offenbar dem antarktischen Kontinente der mesozoischen Epoche. Dafür, daß irgend eine Konifere aus Nordamerika jemals nach Südamerika vorgedrungen sei, fehlt jeder Anhalt, da die nordamerikanischen Formen, *Pinus* speziell, wohl bis Guatemala und Kuba, nicht aber bis Südamerika vordrangen. *Libocedrus* zwar ist auch in Kalifornien vertreten, aber auch in Neu-Seeland, Neu-Kaledonien, Japan und China und war fossil noch sehr viel weiter verbreitet. Eher könnte man versucht sein, die fossile *Sequoia* des chilenischen Eocän oder Miocän auf kalifornische Einwanderung zu beziehen, allein eine solche Annahme würde ganz isoliert ohne Seitenstück dastehen, und um so gewagter erscheinen, als auch *Sequoia* in der Kreide schon weite Verbreitung hatte und überdies das chilenische Vorkommen nur auf Blattreste basiert ist. Es kann daher *Sequoia* ganz wohl die gleiche Verbreitung wie *Araucaria* gehabt haben, indes tut man besser, bis zum Nachweis von Früchten diesem Befunde keine zu hohe Bedeutung beizumessen und sich an das zu halten, was sicher feststeht. So ergibt sich denn, daß diese Koniferen des südlichen Südamerika nur einen Teil der antarktisch-australischen Flora ausmachen und nicht über Nordamerika eingewandert sind. Die *Abietineae* und *Taxaceae* gehören der nördlichen Hemisphäre an und scheinen nie das antarktische Gebiet erreicht zu haben. Ob die einst kosmopolitischen Araucarien ursprünglich der südlichen Hemisphäre entstammen, ist schwer zu sagen. Wenn in der Kreide und im Eocän von Australien bis Deutschland eine vielfach identische Mischflora herrscht, so fehlt jeder Anhalt, von europäischem oder australischem Elemente darin zu reden. Wenn Engler (Natürl. Pflanzenfam. II. 1: *Coniferae* p. 62)

meint, es sei noch nicht nachgewiesen, daß die Südpolarländer einst die Wiege der antarktischen Koniferentypen gewesen, so dürfte darin wohl eine Unterschätzung dessen, was aus Neu-Seeland bekannt ist, liegen. Dort reichen *Dammara* und *Araucaria* nicht bloß in den Jura, sondern letztere selbst auch in die Trias[1]) zurück. Es kann danach keinem Zweifel unterliegen, daß Koniferen einst auf den Sandwichsinseln existierten, dort aber ebenso wie *Araucaria* in Neu-Seeland erloschen.

Dagegen fehlt dem ganzen Gebiete der Archhelenis jede eigentümliche Konifere. In Brasilien haben sich *Podocarpus* und *Araucaria* etwas gen Norden ausgebreitet, in Afrika und Madagaskar trifft man wieder *Podocarpus* und dann *Callitris,* gleichfalls eine australische Gattung. Diese indo-australischen Typen sind Glieder jener miocänen und pliocänen Einwanderung, welche das Tier- und Pflanzenleben jener Gebiete so mächtig umgestaltete, gerade so wie der *Juniperus* der Gebirge Abessyniens ein Glied jener mediterranen Tertiäreinwanderung darstellt, deren Ausläufer jetzt der Kapflora einen guten Teil ihrer charakteristischen Eigentümlichkeit verleihen, und welche im übrigen äquatorialen Afrika sich nicht erhalten, außer auf den Höhen der Gebirge. Gewiß werden in der ersten Hälfte der mesozoischen Epoche auch in Archhelenis Koniferen existiert haben, aber sie erloschen zeitig, ohne es zur Erzeugung eigenartiger und dauerhafter Genera zu bringen. Was daher jetzt im Gebiete der Archhelenis existiert von Koniferen, entstammt miocäner oder pliocäner Einwanderung, in Eocän und Kreide wird es vermutlich schon keine Koniferen mehr in diesem Gebiete gegeben haben.

Neben den kosmopolitischen Genera *Araucaria, Podocarpus* usw. geht nun die andere Gruppe zirkumpolarer Koniferen,

---

[1]) Cf. Hector, Transact. New Zealand Inst., vol. XI. 1879 p. 536.

welche nie den Äquator überschritten. Nur *Pinus* erreicht die Wallace-Linie, offenbar infolge von postmiocänen Wanderungen. Diese Abietineen und Taxeen bildeten von der Kreide an einen Hauptanteil der Waldflora von Grönland, Spitzbergen und anderen hochnordischen Gebieten, über welche hin sich bis zum Tertiär und vielleicht noch in dieses hinein der Austausch zwischen der nearktischen und paläarktischen Region vollzog.

Wie mit den Koniferen scheint es mir auch mit den Droseraceen zu stehen. Die andine Sektion der Psychrophilen kehrt in Tasmanien und Neu-Seeland wieder. *Drosera*-Arten kommen auch in Südbrasilien auf feuchten Wiesen vor, unter ihnen auch die europäische *Dr. intermedia*, während eine andere holarktische Art bis zu den Sandwichsinseln reicht. Sehr reich entwickelt ist die Gattung in Australien, von wo eine Art, *Dr. indica*, sich bis zum tropischen Afrika und Indien verbreitet hat, eine Verbreitung, die demnach in der oligocänen Formation sich vollzogen haben dürfte. Da im übrigen *Drosera* den Tropen fast ganz fehlt, so dürfte sich die Anpassung an ein gemäßigtes Klima schon in der ersten Hälfte des Tertiärs vollzogen haben, so daß über die pliocäne tropische Landbrücke Zentralamerikas *Drosera* so wenig hat vordringen können wie *Rhododendron*. Es steht hiermit im Einklang, daß man von ganz Zentralamerika und Mexiko keine *Drosera*-Arten kennt. Auch hier drängt eine unbefangene Kritik dazu, die südamerikanischen Arten von dem untergetauchten antarktischen Kontinente abzuleiten, nicht aber von Nordamerika.

Wir haben offenbar überall zwischen Gattungen zu unterscheiden, die schon lange an ganz bestimmte thermische Bedingungen angepaßt sind, und anderen, bei denen dies erst ganz kürzlich erfolgt ist. *Hieracium* ist in Europa im wesentlichen eine alpine Gattung, in Südamerika kommt sie auf den

Anden vor wie in der tropischen Vegetation der Tiefebene. Nichts wäre verkehrter als *Hieracium* mit Rücksicht auf die europäischen Verhältnisse als eine ganz junge posttertiäre Gattung anzusehen; die Eiszeit hat nur die jetzigen Lebensgewohnheiten der übriggebliebenen europäischen Arten erzeugt oder fixiert. Als ein solcher ganz moderner Anpassungsvorgang muß uns auch die Verbreitung von *Celtis tala* gelten: Argentinien und Südbrasilien, dann wieder Texas. Bedenkt man, daß neben dieser Art in Argentinien andere vorkommen, die weit gen Norden reichen, daß einzelne Arten von Peru bis Westindien reichen, so kann man nicht zweifeln, daß auch *Celtis tala* pliocän über das ganze tropische Südamerika verbreitet war, dann aber in den Tropen erlosch. *Cyperus compressus* ist über die ganze Erde verbreitet, aber nur in den Tropen, wogegen *Cyperus flavescens* sowohl in der holarktischen Region lebt als in Afrika und Brasilien. Den Ausgangspunkt bilden überall die weitverbreiteten heterothermen Pflanzen, die dann entweder heterotherm bleiben oder aber sukzessive sich mehr einem bestimmten Klima anpaßten und dann pantropisch sind oder eine bipolare Verbreitung aufweisen, indem sie im Tropengürtel erloschen oder auf zusagende hohe Standorte sich zurückzogen. Wenn wir *Geum urbanum* L. und *Potentilla anserina* L. in der nördlichen wie in der südlichen gemäßigten Zone enorm weit verbreitet finden, so können wir diese Verbreitung nur verstehen, wenn wir annehmen, daß diese Pflanzen einst auch in der Äquatorialzone verbreitet waren, daß sie einst megatherme und heterotherme Arten besaßen.

Wenn solche weit verbreitete Arten nun auch im antarktischen Amerika auftreten, so liegt darin nach dem, was wir über die Geschichte der antarktischen Region wissen, nichts Überraschendes. Da über Zentralamerika nur Glieder der Tropenflora resp. subtropische Arten einwandern konnten,

so werden wir alle Gattungen gemäßigter Breiten, für die sich die Annahme heterothermer pliocäner Arten ausschließen läßt und welche gleichwohl in Südamerika wieder auftreten, von der antarktischen Einwanderung ableiten müssen. Ich glaube in der Tat, daß man in dieser Hinsicht nicht skeptisch genug sein kann. Wenn wir in Australien in der eocänen Flora *Fagus, Alnus, Quercus* usw. finden und die südamerikanischen damit in Verbindung zu bringen haben, so müssen neben *Fagus, Salix* usw. auch noch andere jetzt in Südamerika erloschene Gattungen mit eingewandert sein, so doch wohl auch *Quercus,* überhaupt alle Genera, welche in der Kreide von Australien und Neu-Seeland vorkommen. Die wenigen weitverbreiteten Genera, welche wie *Viola* z. B. in Neu-Seeland sich finden, in Südamerika nicht, dürften da erloschen sein. Es kann aber auch der umgekehrte Fall sich ereignet haben, wie etwa mit *Vaccinium.* Ich bezweifle nicht, daß manche der vorzugsweise den gemäßigten Zonen eigenen Gattungen Südamerikas über Zentralamerika einwanderten, doch finde ich, daß beim Mangel fossiler Ausweise hierüber in vielen Fällen sicheres nicht zu sagen ist. Gattungen, deren Erscheinen in Südamerika man mit einiger Sicherheit auf Einwanderung von Nordamerika her beziehen kann, sind: *Berberis, Lupinus, Astragalus, Juglans, Spiraea, Ribes, Pedicularis, Valeriana, Hieracium,* wahrscheinlich auch *Saxifraga, Bartsia, Alchemilla.* Dies alles sind Gattungen, die auf den Felsengebirgen oder auf der kalifornischen Sierra Nevada einerseits und auf den Anden andererseits vorkommen, die aber in Südamerika nicht auf die Anden beschränkt sind. Es kommen auf den Anden auch Gattungen der holarktischen Region vor, welche in Nordamerika nicht alpin sind, wie *Sambucus.* Daneben finden sich dann auch Vertreter nordischer Genera in Patagonien oder an der Magellansstraße, welche andin nicht vorkommen. Überhaupt spielen die Anden in der Physiognomie

Südamerikas eine untergeordnetere Rolle als die Alpen oder der Himalaya in der alten Welt. Man könnte die Anden aus der südamerikanischen Flora herausnehmen, ohne irgend etwas an dem Gesamtbilde der südamerikanischen Vegetation zu ändern. Gattungen, die wie *Drimys* und *Acaena* ihren Weg bis Mexiko fanden, hätten ihn auch ohne die Anden gefunden, welche in dieser Wanderung keine Rolle spielen.

Aus diesen Gründen kann ich es nicht billigen, wenn Engler das argentinisch-chilenische Gebiet zum südamerikanischen Florenreiche, aber das südchilenische Waldgebiet in das altozeanische Florenreich bringt. Scharfe Grenzen sind da, wo drei verschiedene Floren sich mischen, nicht gegeben. Bis zum Miocän gab es nur zwei Florenelemente in Südamerika, das tropische und das antarktische, und diese alten Grundelemente dürften noch heute die Basis für die Einteilung abgeben, wo doch die Einwanderung über Zentralamerika neue Elemente massenhaft zugeführt hat. Noch ehe die Verbindung mit Nordamerika zustande kam, waren die beiden Teile, aus denen die Anden sich bildeten, in Verbindung getreten und auf ihren noch wenig erhobenen Höhenzügen ergoß sich vielleicht die tropische Flora von Guiana und Brasilien bis zum mittleren Chili (37° s. Br.), auf tropisches Klima hinweisend und ebenso gänzlich frei von nordamerikanischen Formen als etwa die miocänen und alttertiären Säugetierfaunen von Argentinien. Diese Flora starb bis auf kümmerliche Reste aus bei fortschreitender Hebung der Anden und nun wird auch das antarktische Element weiter gen Norden vorgerückt sein. Als dann später in Argentinien weitere Elemente von Norden her anlangten, konnten sie die Anden nicht mehr überschreiten, und so konnten z. B. *Pistia Stratiotes* und Arten von *Victoria*, *Eichhornia*, *Pontederia*, *Heteranthera* usw. nach Südbrasilien und Argentinien kommen, nicht aber nach Chili. In Kolumbien aber und Ecuador

besteht ein solcher Gegensatz nicht. Ob diese Wasserpflanzen in Ecuador die westlichen wie die östlichen Gewässer besiedeln, in strenger Analogie mit dem was die Fauna darbietet, habe ich noch nicht ermitteln können, jedenfalls aber betont auch Engler, daß dort die Tropenflora durch die Anden keine Unterbrechung erfährt. Dort allerdings könnte sich von Panama aus eine einheitliche Vegetation zu beiden Seiten der Anden gen Süden verbreitet haben, allein auf die Süßwassertiere und ebenso die Süßwasserpflanzen paßt beim Mangel großer langer Ströme diese Erklärung nicht. Ohne also hierüber bis jetzt Klarheit gewinnen zu können, finde ich doch im allgemeinen bestätigt, daß auch botanisch wie zoologisch der Süden und der Norden der Anden Differenzen [1]) zeigt, welche aus klimatischen Bedingungen nicht erklärt werden können, sondern aus geologischen. So sehr daher auch diese außer von mir nie beachteten Verhältnisse erst der Klärung bedürfen, so scheint mir doch aus dem, was darüber vorliegt, bereits wahrscheinlich, daß zoologische und botanische Forschung auch hier zu übereinstimmenden Ergebnissen kommen werden.

Aus dem Vorausgehenden ergibt sich, daß die Wallacesche Theorie von der kontinuierlichen Wanderung arktisch-alpiner Arten von Nordamerika über die Felsengebirge und Anden bis zur Magellansstraße ein Irrtum ist. Engler weist (II. p. 224) darauf hin, daß keine der verbreiteten Glacialpflanzen der Felsengebirge auf dem mexikanischen Hochlande vorkommt, während Wallace sie bis zum Peak von Orizaba und von da in kühnem Sprunge nach Neu-Granada gelangen

[1]) Ich möchte glauben, daß hierin Grisebach einen zutreffenderen Standpunkt einnimmt als Engler, wenn er (II. p. 478) betont, daß die Wüste Atacama zwei Florenelemente trenne: das chilenische und das peruanische, wiewohl ja auch er die weite Wanderung einzelner andiner Genera anerkennt.

läßt. Die wirklich nachweisbaren Wanderungslinien zwischen Nord- und Südamerika führen über Zentralamerika und dann teils zum östlichen Südamerika, teils längs der pazifischen Küste nach Chili, wobei dann, den klimatischen Verhältnissen entsprechend, in letzterem Falle besonders Xerophile in Betracht kommen. Mit den Begriffen xerophil und hygrophil dürfte es übrigens ebenso stehen wie mit der Mega- und Mikrothermie; auch sie stellen keine unveränderlichen und von jeher gegebenen Momente dar. Eine Liste identischer Spezies und Genera, welche Chili und Kalifornien gemein haben, gab Engler (II. p. 224), doch ist dieselbe von Vollständigkeit weit entfernt. Außer mancherlei Kompositen fehlen z. B. *Plectritis major*, *Montia fontana*, *Lepuropetalon spathulatum*, *Valeriana urticaefolia*, *Fagonia chilensis* mit ihren kalifornischen und europäischen Varietäten *californica* und *cretica* und Arten von *Callitriche, Alsine, Acanthonyctia, Sucksdorfia* u. a. Es mag allerdings vielfach schwierig sein, diese pazifische Litoralflora von der andinen zu trennen. Manche Arten finden sich auch zu beiden Seiten der Anden und können daher der östlichen Zuglinie entstammen. Diese Wanderungslinien müßten zum Gegenstande speziellerer Studien gemacht werden.

Wenn somit auch an den pazifischen Küsten eine Wanderungslinie herzog oder vielleicht noch zieht, und andererseits, wie Engler (II. p. 149, 175, 198) dartut, eine Verbreitung ostasiatischer Formen längs der pazifischen Küsten zum westlichen Nordamerika nachweisbar ist, so ist es auch denkbar, daß Glieder dieser Einwanderung nicht nur im Tropengürtel, sondern auch in Nordamerika ausstarben. Die Verbreitung der Lardizabalaceen (Himalaya, China, Japan, Chili) ist wohl kaum anders zu verstehen. Hiermit geraten wir allerdings vor die weitere Perspektive, daß indoaustralische Gattungen zirkumpazifisch Chili und

Feuerland erreicht haben können. *Claytonia* wird angetroffen in Neu-Seeland, Australien, Ostasien, Nordwestamerika und im antarktischen Amerika, so daß man ebensowohl an eine zirkumpazifische wie an eine antarktische Wanderung denken könnte. Dazu kommt, daß in der Tertiärzeit die jetzt regenarmen Gebiete der pazifischen Küste Amerikas bei geringerer Höhe der Gebirge in bezug auf die atmosphärischen Niederschläge günstiger gestellt waren und Wanderungen auch von hygrophilen Gattungen zuließen, die dann wieder an geeigneten Punkten, etwa der Wüste Atacama, die Anden überschreiten konnten.

Bei allen diesen Wanderungen sehen wir einen Austausch von Norden nach Süden wie auch in umgekehrter Richtung sich vollziehen. Nicht nur das neotropische Element mit seinen charakteristischen Familien, wie Cacteen, Bromeliaceen usw. zieht über Zentralamerika nach Mexiko usw. ein, sondern auch Glieder der antarktischen Flora, wie *Drimys*, *Acaena*, *Calceolaria* usw., während holarktische Caprifoliaceen, *Spiraea*, *Lupinus*, Polemoniaceen, *Ribes*, *Valeriana* usw. weit nach Südamerika eindringen, indes andere, wie Eichen, den Äquator nicht erreichen. So und nicht anders kann und muß sich der Austausch zwischen zwei früher getrennten Gebieten vollziehen, wenn sie in Kontakt treten, wobei nur die klimatischen Bedürfnisse der wandernden Elemente maßgebend sind. Wallace hingegen (p. 527) stellt eine sonderbare gekünstelte Theorie auf, um zu erklären, daß nur nordische Arten und Gattungen in das antarktische Gebiet kommen konnten, nicht umgekehrt. Es sei nämlich im Norden eine zusammenhängende Landmasse gegeben, indes auf der südlichen Hemisphäre Südafrika, Patagonien und Australien geringe Ausdehnung hätten und weit getrennt seien. Mag aber der Zusammenhang mit dem Norden noch so schmal sein, immer bietet eine solche Brücke Raum sowohl für Hin-

wie für Herwanderung. Weder die Tatsachen noch die Erklärungen sind bei Wallace richtig. In der Flora Mexikos überwiegen die tropisch-südamerikanischen Genera, aber in seiner Hochgebirgsflora ist das antarktische Element noch durch *Colobanthus*, *Acaena*, *Geranium*, *Fuchsia* usw. vertreten und auch außerhalb des Hochgebirges finden sich dort wie in Kalifornien teils dieselben Gattungen, teils *Drimys*, *Mimulus*, *Calceolaria* und andere Glieder jener antarktischen Flora, die vom südlichen Amerika aus sich über Süd- und Zentralamerika bis Mexiko und Kalifornien ausbreitete. Alle diese Genera sind aber nicht ausschließlich andin. Die Mutisiaceen und *Escallonia* aber, welche in den Anden die Alpenrosen vertreten, kommen zwar bis zum Äquator hin vor, da aber nur (Grisebach II. p. 439) an der Grenze des ewigen Schnees. Nach Zentral- und Nordamerika sind diese andinen Hochgebirgsformen so wenig gekommen wie die nordamerikanischen *Rhododendron* nach den Anden.

Daß der Wallacesche Erklärungsversuch gänzlich verfehlt ist, dürfte aus dem Vorausgehenden hinlänglich klar hervorgehen. Es steht um ihn nicht besser auf zoologischem Gebiete. Es ist gewiß eine auffallende Erscheinung, daß im südlichen Argentinien und in Chili nordische Typen von Insekten wieder auftreten, Carabiden, *Lasius* unter den Ameisen, von Schmetterlingen *Colias*, *Lycaena*, *Argynnis*. *Lasius* und *Lycaena*, obwohl sonst holarktisch, treten aber auch in Neu-Seeland wieder auf, *Colias* im Himalaya, auf den Sandwichsinseln, *Argynnis* in Australien. Alle drei oben genannten Schmetterlingsgattungen finden sich auch (nach A. Agassiz) auf den Galapagos, wo kaum ein halb Dutzend Arten gefunden wurde. Soll auch das wieder Zufall sein, oder ist es nicht vielmehr ein Zeichen, daß die Eiszeit nichts mit der Verbreitung dieser Gattungen zu tun hatte, sondern daß es sich in ihnen um ein Überbleibsel einst weit verbreiteter

Gattungen handelt, die heute mikrotherm sind, einst aber megatherm waren?

Gerade diese Übereinstimmung der Ergebnisse auf den verschiedensten Gebieten gibt den sicheren Beweis, daß die antarktischen Beziehungen von Archiplata nur durch ehemaligen Landzusammenhang zu erklären sind. Nicht Strand- und Seepflanzen allein sind in diesen antarktischen Gebieten identisch, nicht solche allein mit Pappus oder Beeren und Früchten, es nehmen vielmehr ganz allgemein alle Kategorien der Flora daran Teil bis zu den Wasserpflanzen, Sumpfpflanzen und den Koniferen. Bei solcher Sachlage hat man botanischerseits um so weniger Veranlassung, an den Wallaceschen falschen Hypothesen fest zu halten, als die richtige Erklärung gerade von einem eminenten Botaniker, von J. Hooker zuerst aufgestellt und begründet wurde. Sie geriet durch die Wallaceschen Lehren in eine völlig unverdiente Vergessenheit, bis von Neu-Seeland aus zuerst wieder ihre Berechtigung nachgewiesen wurde. Hutton in seiner sehr wichtigen Arbeit weist auf die Notwendigkeit hin, zur Erklärung der biogeographischen Phänomene auf Hookers Ansicht von der einstigen Existenz antarktischer Landmassen zurückzugehen. Hutton sagt darüber, daß er zuerst 1872 die Hypothese aufgestellt habe, daß während der Kreideformation ein antarktischer Kontinent sich nordwärts nach Polynesien ausdehnte, Australien mit Südamerika und vielleicht Südafrika verbindend. Letztere Annahme, wesentlich der Struthioniden halber vertreten, habe er durch Wallace überzeugt wieder fallen lassen. Dieser Kontinent müsse nach der Jura- und vor der Eocänperiode existiert haben. Die Entdeckungen in Patagonien scheinen mir es wahrscheinlich zu machen, daß wenigstens bei Beginn des Eocänes dieser Zusammenhang noch bestand. Die fossilen Stämme der Kerguelen wie der Crozetinseln bezieht Hutton offenbar mit Recht auf diesen Konti-

nent. Die Koniferen sind Gewächse, welche nur auf Kontinenten oder großen Inseln gedeihen, sie fehlen den sog. ozeanischen Inseln. Schon dieser Umstand und die geringe Befähigung ihrer Samen zu weiten und zufälligen Wanderungen macht die fossilen Koniferen der Kerguelen zu Zeugen einstiger ausgedehnter antarktischer Landmassen. Auch Ameghino zieht aus seinen Studien über das patagonische Eocän die Folgerung, daß ein Zusammenhang mit Australien bestanden haben müsse.

So wirken alle Faktoren zusammen, um die Anteilnahme von Wind, Meer und Vögel an der Verbreitung der Pflanzen auf ein bescheideneres und mit den tatsächlichen Erfahrungen in Einklang stehendes Maß zu reduzieren. Die Wanderung längs der Felsengebirge und Anden bis nach Feuerland erweist sich ebenso als unhaltbares Phantasiegebilde wie die Weiterverbreitung von Feuerland durch Meer, Eisberge und Albatrosse. Im Gegensatze zu der geschilderten Wallaceschen Darstellung kann nur die von mir wie von Hooker, Hutton, Ameghino u. a. geforderte antarktische mesozoische und vielleicht noch eocäne Landverbindung die intimen Beziehungen erklären, welche zwischen dem Archiplatagebiete und Neu-Seeland, Australien usw. bestehen.

IV. Die Archhelenis.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß viele Arten und Gattungen von Brasilien oder Guiana in Afrika, Madagaskar usw. wiederkehren. Ich möchte auf diese als bekannt vorausgesetzten Verhältnisse nicht näher eingehen, sondern direkt an die Darstellung von Engler (II. p. 162 ff.) anknüpfen. Das tropische Amerika hat danach bestimmte Gattungen mit dem tropischen Afrika gemein (Engler II. p. 176 ff.), andere mit Madagaskar, wieder andere reichen von Südamerika über Afrika, Madagaskar, die Mascarenen und Vorderindien in

das Monsungebiet. Eben solche Beziehungen zeigen uns manche Gruppen des Tierreiches, jedoch nur solche, die bereits im Eocän oder mesozoisch repräsentiert waren. So stellt sich das tropische Gebiet heutigen Tages als eine pantropische, bis zum nördlichen Australien reichende Region dar. Dieselbe bietet Anlaß zu einer Gliederung in eine neotropische und eine paläotropische Subregion, die jede wieder bestimmte charakteristische Züge aufweist. Teils sind in Südamerika besondere Gruppen erst während der Tertiärzeit entstanden und daher auf den Kontinent beschränkt wie die Kakteen, Bromeliaceen usw., teils hat die tertiäre Einwanderung indoaustralische Typen nach Afrika und Madagaskar gebracht (Proteaceen, Koniferen. Nepenthaceen usw.), welche nach Südamerika nicht gelangen konnten. So sehen wir einerseits einen alten Stock gemeinsamer Arten, Gattungen, Familien usw., andererseits tertiäre Beeinflussungen, welche bei veränderter geographischer Konfiguration nur eines der mancherlei jetzt getrennten Gebiete betrafen.

Daß diese Sachlage der von mir vertretenen Auffassung eines einstigen Zusammenhanges von Südamerika und Afrika sehr günstig ist, bedarf keines besonderen Hinweises. Engler (II. p. 174) äußert bezüglich des Zusammenhanges der alt- und neuweltlichen Tropenflora: „die gegenwärtig existierenden Wege der Verbreitung und die uns bekannten Verbreitungsmittel wollen da nicht mehr zur Erklärung ausreichen". Namentlich fehlen Engler zufolge die tatsächlichen Belege dafür, daß in der Kreide und im älteren Tertiär im nordöstlichen Asien und im nordwestlichen Amerika die rein tropischen Gattungen existierten, von denen die jetzt pantropischen Arten der gleichen Gattung abgeleitet werden könnten.

Diese Schwierigkeit dürfte größer sein, als man ohne weiteres anzunehmen geneigt sein könnte. Drude hat hervorgehoben, daß nur drei Palmenarten dem neotropischen und

paläotropischen Gebiete gemeinsam zukommen. Daß dieses Verhältnis nur durch den Menschen bedingt sein sollte, ist doch kaum wahrscheinlich, da die *Raphia* des Amazonenstromes eine eigenartige Varietät darstellt, also schon lange dort wachsen wird. Der Übertragung durch das Meer steht die Tatsache des raschen Erlöschens der Keimkraft bei den Palmen entgegen, auch müßte man dann für *Cocos* eine Wanderung von Westen nach Osten, für *Elaeis* und *Raphia* eine solche in umgekehrter Richtung annehmen. Daß Palmen durch das Meer verbreitet wurden, steht nur für *Cocos* und *Nipa* fest, typischen Gliedern der Strandflora, aber weder die im Monsungebiet verbreiteten Früchte der Seychellen-Doppelkokusnuß, noch andere durch die Strömung verschleppte Palmenfrüchte keimen am Meeresstrande, möglicherweise mit Ausnahme von *Manicaria*, deren Verbreitung indessen auch auf dem pliocänen Landwege von Guiana nach den Antillen erfolgt sein kann.

Nähere Beziehungen zwischen den neotropischen Palmen und jenen von Afrika usw. ergeben die *Geonomeae*, die unter 10 Gattungen 7 südamerikanische haben, 2 in Westafrika, 1 in Indien. Die *Moreniaeae* gehören ebenfalls dem tropischen Amerika an, haben aber eine Gattung auf den Mascarenen. Was an fossilen Palmen aus der holarktischen Region von Kreide und älterem Tertiär bekannt wurde, gehört lediglich zu den kosmopolitischen *Sabaleae* und den *Coryphinae*. Es ist immerhin möglich, daß die *Sabaleae* erst tertiär in das tropische Südamerika eindrangen, und daß sie der Archhelenis ganz fehlten. Dafür spricht ihr Fehlen im Gebiete des Amazonas sowie in Afrika, auf Madagaskar und den Mascarenen. Die Anwesenheit von Sabaleen in Südamerika kann zum Teil auf pliocäner Einwanderung von Mexiko, zum Teil aber auch von ihrer Anwesenheit in der frühtertiären Flora von Chili herrühren, in der nach Engelhardt die

Gattungen *Sabal* und *Flabellaria* vorkamen. Diese Palmen des älteren chilenischen Tertiär passen vollkommen in die sonstige Umgebung von *Fagus, Sequoia, Ephedra, Persea, Apocynophyllum, Bombax, Ilex* usw., sie sind Glieder jener holarktischen Kreide- und Eocänflora, welche über Asien nach Australien bis nach Neu-Seeland und Chili sich ausbreitete. Engelhardt[1]) hat diesen Gesichtspunkt nicht in Betracht gezogen, er hat alle diese Blätter nur mit tropisch-amerikanischen verglichen. Es wird um so mehr nötig sein, auch die australisch-antarktische Flora in Vergleich zu ziehen, als ja doch die Resultate einer solchen ausschließlich auf Blätter basierten Studie einigermaßen unsicher sind.

Man hat in Europa und Nordamerika im älteren Tertiär und in der Kreide eine große Anzahl von jetzt auf die Tropen beschränkten Gattungen vertreten gefunden, allein doch mit gewissen Unterschieden. Während manche tropische Familien wie *Menispermaceae, Musaceae, Pandanaceae, Anonaceae* u. a. sicher nachgewiesen scheinen, fehlt für andere ein derartiger Nachweis völlig, so für die *Malpighiaceae, Ternstroemiaceae, Passifloraceae, Combretaceae, Burseraceae, Clusiaceae, Dilleniaceae, Podostemaceae, Pontederiaceae, Aizoaceae, Balanophoraceae, Rafflesiaceae, Hydnoraceae, Olacaceae, Nyctagineae,* indes er für viele andere wie *Zingiberaceae, Sterculiaceae* usw. ganz unsicher ist. Es ist daher um so eher möglich, daß ein Teil von diesen Familien in jener Zeit der holarktischen und indoaustralischen Flora fehlte, als ja auch Engler wiederholt auf den Gegensatz zwischen Vorderindien und Hinterindien hinweist, einen Gegensatz, den man auch zoologischerseits zu konstatieren hat bei Berücksichtigung älterer Gruppen. Es fehlen allerdings im älteren europäischen Tertiär auch

[1]) H. Engelhardt, Über Tertiärpflanzen von Chili. Abh. d. Senckenbergschen Naturf. Ges., Frankfurt a. M. 1891.

andere Familien, die dort sicher von der Kreide ab vertreten gewesen sein müssen, wie *Primulaceae*, *Compositae* usw., während andere wie die Euphorbiaceen vielleicht erst oligocän von der Archhelenis her eindrangen. Wenn in Engler und Prantls Werk die Vermutung ausgesprochen wird, die Kompositen möchten, weil sie erst miocän auftreten, jungen Alters sein, so muß das mit Rücksicht auf die weltweite Verbreitung dieser enormen fast $^{1}/_{10}$ aller Phanerogamen umschließenden Familie offenbar falsch sein.

Es ist daher ja offenbar in bezug auf negative Charaktere die größte Vorsicht geboten, und doch lassen sich solche Gesichtspunkte unmöglich ganz zurückdrängen. Engler hat darauf hingewiesen, daß viele Familien, wie *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Caprifoliaceae* usw. niemals nach Afrika, Madagaskar und Vorderindien gelangten. Engler hätte diese ganz richtige Bemerkung auch auf das tropische Amerika ausdehnen müssen. Wenn wir Südamerika unter den von mir hervorgehobenen historischen Gesichtspunkten betrachten, so ist es klar, daß in bezug auf alle diese Familien Archiplata sich an das holarktisch-australische Gebiet anschließt, Archamazonien aber an Afrika. Von den im Beginn des Tertiäres schon in Australien vertreten gewesenen Gattungen finden wir im antarktischen und andinen Südamerika *Fagus*, *Alnus*, *Salix*, erstere in der Untergattung *Notofagus*, also auf den antarktischen Ursprung hinweisend. Die in Nordamerika von der Kreide an vertretenen *Hamamelidaceae* sind so wenig wie die Abietineen je nach Südamerika gelangt und von den Magnoliaceen treffen wir die antarktisch-australische Gattung *Drimys*, nicht aber die nordamerikanischen Magnolien. *Pinus* ist bis Westindien, Eichen und Walnüsse sind bis Neu-Granada vorgedrungen, nicht aber bis zum Äquator. Platanaceen fehlen wie in Afrika. Die südamerikanischen Proteaceen sind zum Teil *(Roupala)* mit australischen generisch identisch,

gehören also der antarktischen Einwanderung an, wie jene Afrikas der indoaustralischen. Irgend welche eigenen charakteristischen Typen hat Afrika so wenig wie das tropische Amerika an Koniferen, Caprifoliaceen usw. Sind daher auch tertiär einzelne weit verbreitete Gattungen aus diesen genannten Familien in das Gebiet der Archhelenis eingedrungen, so erweisen sie sich doch klar durch alle diese Momente als Einwanderer. Für Engler, der noch die neotropische Region als eine gegebene einheitliche Größe behandelte, trat dieser Gesichtspunkt nicht hervor, des doch floristisch ebenso überzeugend sich aufdrängt wie faunistisch.

Bei der Unvollkommenheit des vorliegenden phytopaläontologischen Materiales kann man zurzeit schwer über den Ursprung des tropischen Elementes in Südamerika diskutieren, das was vorliegt aber spricht dafür, daß es damit ebenso steht wie mit der Tierwelt: Dieses tropische Element kann weder über Nordamerika noch von Neu-Seeland und Australien her eingewandert sein. Die oben von mir genannten tropischen Familien der Archhelenis fehlen im älteren chilenischen Tertiär ebenso wie in Nordamerika. Vielleicht erweist eine erneute Prüfung der chilenischen Fossilien, daß einige Familien, die man nicht da erwartet hätte, wie *Myristicaceae*, *Bixaceae*, *Samydaceae*, *Bignoniaceae* bei anderer Deutung der Blätter wegfallen und daß statt dessen noch einige weitere australische Züge hinzutreten. Immerhin kann man selbst bei der von Engelhardt gegebenen Darstellung den Ursprung dieser Flora nur im antarktischen Gebiete suchen, wenn es auch noch fraglich bleiben kann, ob selbe in das ältere Tertiär vor der Vermischung mit dem brasilianischen Elemente fällt oder nicht. In gleicher Weise bereitet die nordamerikanische Kreide- und Tertiärflora die dortige holarktische vor. Es gibt da keine Tatsachen, welche die Annahme einer Einwanderung dieser mit der afrikanischen so sehr harmonieren-

den neotropischen Flora über Nordamerika oder über Patagonien gestatten.

Dies alles ist kein klarer Beweis, es ist aber ein naturgemäß sich aufdrängender Gesichtspunkt, welcher der weiteren Forschung zur Prüfung unterbreitet werden muß. Was mir zoogeographisch wie paläontologisch auf festerer Grundlage sich darstellt, das scheint mir auch für diese phytogeographischen Probleme die einzig mögliche Lösung zu sein. Ich werde in einem folgenden Abschnitte besonders darauf hinweisen, wie gut sich die Flora des Süßwassers den Verhältnissen der Süßwasserfauna anschließt.

Am wenigsten Zweifel kann nach der geologischen Seite hin bleiben. Sowohl Wallace[1]) wie Engler[2]) geben an, daß Afrika wie Vorderindien eocän von der holarktischen Region abgetrennt waren. Unklar bleibt dabei nur das Verhältnis der in der lybischen Wüste gefundenen fossilen Pflanzen, mit Rücksicht darauf nämlich, ob sie der europäischen Tertiärflora sich anschließen oder als Glieder der eocänen äthiopischen Flora anzusehen sind. *Royena* indessen, eine dieser wenigen Gattungen, ist eocän auch in Griechenland auf Euboea nachgewiesen. Das ist ein Wink, diesen Teil des nördlichen Afrika der holarktischen Eocänflora zuzuweisen. Daß diese und einige andere Gattungen jetzt nur in Afrika vorkommen, ist nicht im mindesten ein Anlaß, von afrikanischen Typen im europäischen Tertiär zu reden, wie man es getan hat. Nilpferd und Giraffe, viele Antilopen und der Strauß sind gewiß exquisit feine Charatertypen der afrikanischen Fauna, und doch wie verkehrt wäre es, ihr Auftreten im europäischen Tertiär auf „afrikanische“ Typen zu beziehen, denn wir wissen, daß sie alle außerhalb Afrikas entstanden, wohin sie erst in der letzten Hälfte des Tertiäres

---

1) Isl. L. p. 528.

2) II. p. 282, 312 und p. 307.

einwanderten. Ebenso steht es mit den afrikanischen *Rhus*, *Ericaceae*, *Pelargonieae*, *Royena* u. a.

Es ist mir nicht möglich gewesen, in der Literatur irgend welchen Beweis dafür zu finden, daß in der holarktischen Region in Kreide oder Eocän irgend welche afrikanischen Eindringlinge erschienen. v. Ettingshausen[1]) hat sich ohne Zweifel ein bleibendes Verdienst erworben durch den Nachweis, daß im europäischen Tertiär neben kosmopolitisch tropischen Typen auch das indoaustralische Element reich vertreten ist. Nach den neuerdings beigebrachten Bestätigungen scheint mir es nicht mehr wahrscheinlich, daß man diesen Ergebnissen der Ettinghausenschen Forschungen noch länger Zweifel entgegensetzt, deren Grund weniger in den Objekten der Untersuchung als in den verkehrten theoretischen Folgerungen zu suchen ist. Wäre Engler nicht durch die irrige Darstellung bei Wallace zu der falschen Annahme verleitet worden, daß Australien seit dem Jura isoliert geblieben, so würde er mit mir haben anerkennen müssen, daß es sonderbar nur wäre, wenn das australische und holarktische Eocän große prinzipielle Verschiedenheit aufwiesen. Übrigens hat ja v. Ettingshausen nicht nur in Europa australische, sondern auch in Australien europäische Gattungen wie *Quercus*, *Fagus*, *Salix* usw., daneben aber auch *Myrica*, *Apocynophyllum*, *Cinnamomum* usw. nachgewiesen. Ich kann wie Engler nicht genug warnen vor dem Gebrauche der Ausdrücke europäische, afrikanische usw. Typen. v. Ettingshausen unterschätzt offenbar die Tragweite der tertiären Wanderungen, durch welche überall die einheimischen Floren enorm umgestaltet wurden. Wenn nun v. Ettingshausen *Callitris*, *Widdringtonia*, *Podocarpus*, *Myrica*, *Rhus* usw. als

[1]) Cf. v. Ettingshausen, Das australische Florenelement in Europa. Graz 1890.

afrikanische Typen deutet, so kann ich das um so weniger billigen, als ja jene Koniferen noch heute dem indoaustralischen Gebiete angehören, aus dem sie tertiär nach Afrika eindrangen, und aus dem auch *Podocarpus* nach Südamerika gelangte. Auch *Bombax* kann nicht als Repräsentant von Südamerika gelten bei der weiten Verbreitung der Bombaceen über die Tropen, doch mag es, zumal bei Unsicherheit mancher der bezüglichen Bestimmungen, zurzeit wohl noch nicht möglich sein, sich ein Bild von der einstigen Verbreitung dieser Familie zu entwerfen.

Man hat auch in der zoologisch-paläontologischen Literatur nicht selten vom Auftreten afrikanischer Typen im europäischen Eocän geredet, es ist mir aber bisher nicht möglich gewesen, mich von der Richtigkeit der Annahme zu überzeugen. Wenn man eine beliebige Art am ehesten einer in Afrika lebenden vergleichbar findet, so ist das kein Beweis. Von auf Afrika beschränkten Gattungen werden genannt *Spatha, Mutela, Columna.* Erstere ist beim Mangel von Ausweisen über Muskeleindrücke ganz unsicher und wohl falsch bestimmt. *Mutela*-artige Muscheln müssen einst weiter verbreitet gewesen sein, sie finden sich auch jetzt noch in Indien, Nordaustralien und Südamerika. Nur *Columna* ist heute auf die äthiopische Region beschränkt, allein diese Gattung ist sowohl in Europa wie in Nordamerika im Untereocän nachgewiesen. Von da ab verschwinden, wie Oppenheim sagt, die wenigen äthiopischen Typen des europäischen Tertiäres ganz. Mag man nun immerhin *Columna* eine afrikanische Type nennen, was ist damit gewonnen, wenn solche afrikanische Typen in der holarktischen Region schon am Ende der Kreide verbreitet waren *(Laramie)*? Als afrikanische Typen kann man nur solche anerkennen, die in Afrika entstanden, und die gibt es eben nicht in der Kreide oder im Eocän Europas.

Meine Darstellung, wonach in der Kreide ein einheitliches Kontinentalgebiet von der holarktischen Region durch die indoaustralische Region bis zum antarktischen Südamerika reichte, findet somit botanischerseits eine vollkommene Bestätigung in den Ettingshausenschen Forschungen. Einzuschränken sein aber wird diese Generalisation, wie ich mit Engler betone, bezüglich Vorderindiens, Afrikas und Archamazoniens, kurz eben des Gebietes, welches ich Archhelenis nannte. Wäre dieses Gebiet schon im Jura oder noch länger isoliert, so würde der floristische Kontrast ein enormer sein. Das ist er aber nicht und viele Familien müssen beiden großen Gebieten von jeher gemeinsam zugekommen sein. Solche kosmopolitische Familien, ja selbst Gattungen kommen auch in Polynesien bis zu den Sandwichsinseln vor. Es wird sich mit der Zeit entscheiden lassen, wie lange dieser Zusammenhang erhalten blieb, der offenbar während des Jura bestand und noch in der Kreide oder während eines Teiles derselben. Die ältesten Dicotyledonen konnten sich dann von Australien aus sowohl nach Polynesien als nach Südamerika verbreiten, und vielleicht bildete letzteres, resp. überhaupt die antarktische Landmasse, auch die Brücke, durch welche die Archhelenis angeschlossen war. Man hat geologischerseits einen großen jurassischen Kontinent rekonstruiert, der ziemlich gut mit der Archhelenis sich deckt, aber dabei hat man auf antarktische Landmassen gar nicht Rücksicht genommen. Blandford meinte, daß vom Perm bis zum Miocän Indien mit Südafrika vereint war. Die australischen, indischen, südafrikanischen und brasilianisch-argentinischen Kohlenlager weisen uns durch ihre übereinstimmende Flora auf die Richtigkeit der daraus bezüglich alter Landverbindungen gezogenen Schlüsse hin. Ich verweise hierüber auf die Arbeiten von Waagen und bezüglich des Jura auf Neumayrs Erdkunde. Die darin gegebene

kartographische Darstellung der Archhelenis ist mir übrigens und zwar leider nur in einer Kopie erst bekannt geworden, nachdem ich bereits auf die Notwendigkeit einer mesozoischen Landverbindung zwischen Afrika und Brasilien aufmerksam geworden war durch meine Süßwasserstudien. Wallaces Widerspruch berührt den Kern der Sache wenig, weil er auf mesozoische Tiergruppen keine Rücksicht nimmt. Daß Lemurien pliocän nicht mehr bestanden haben kann, muß man Wallace unbedingt zugeben, doch hatten Blandford, Woodward u. a. das auch nicht behauptet.

Wallace hat nun gerade mit Bezug auf Australien und Polynesien besonders verhängnisvolle Irrtümer begangen. Neu-Seeland bildet für ihn eine besondere Subregion, Polynesien eine weitere, zu der er auch die Neu-Hebriden, Neu-Caledonien und die Fidschi-Inseln rechnet. In Wahrheit liegt das Verhältnis völlig anders. Betrachten wir z. B. die Verbreitung der Frösche, so sehen wir dieselben über alle Kontinente und kontinentalen Inseln verbreitet bis nach Neu-Seeland und Viti, aber nicht weiter nach Osten hin. Genau ebenso verhalten sich die Schlangen. Wäre es Zufall, Treibholz usw., was diese Verbreitung bestimmte, so müßten zum mindesten die Schlangen die gleiche Verbreitung haben wie die Eidechsen. Daß nun diese Treibholztheorie total falsch ist, geht daraus hervor, daß die Eidechsen schon früh mesozoisch auftreten, Frösche und Schlangen aber erst im Eocän oder in der oberen Kreide. Wir müssen daraus schließen, daß die bis zu den Sandwichsinseln reichende mesozoische Landbrücke, auf der die Eidechsen sich verbreiteten, bereits abgebrochen war, als die Frösche und Schlangen in Szene traten, und daß damals die antarktischen Landmassen noch bis Neu-Seeland und Viti reichten.

Wenn dies richtig ist, so müssen auch botanisch Parallelbildungen nachweisbar sein und das sind sie in der Tat.

Alle kosmopolitischen Familien reichen bis auf die Sandwichsinseln, und sicher haben auch Koniferen und andere alte Familien dieselben erreicht. Die heutige Flora der Südseeinseln östlich von Viti repräsentiert sich bei Abzug der importierten und der vom Meer angeschwemmten Strandflora als eine sehr arme, in der natürlich sehr viele Gattungen, die ehemals da vorkamen, erloschen sein werden. Obwohl Engler sie im Sinne von Wallace entstanden wähnt, erkennt er doch an (II. p. 262), daß diese altozeanische Flora „die Zeichen hohen Alters an sich trägt“. Wenn einzelne Arten oder Gattungen der Sandwichsinseln erst wieder in Neu-Seeland oder auf den Anden, andere in Madagaskar oder auf den Maskarenen wieder erscheinen, dazwischen ganz fehlend, so ist es sicher eine viel ansprechendere Erklärung, sich diese Gattungen als Überbleibsel von einst kosmopolitischen Gruppen vorzustellen, wie zu glauben, daß die Anden, Chili, Neu-Seeland, Neu-Caledonien, Indien, Ceylon, Madagaskar, die Maskarenen usw. alle durch isolierte Beiträge die Kompilationsflora der Sandwichsinseln zu bilden geholfen haben, noch dazu durch Verbreitungsmittel, die eben nur in der Phantasie in solchem Umfange wirksam sind! Es ist ebenso schwer, mit Grisebach das Vorkommen identischer Gattungen auf weit voneinander entfernten ozeanischen Inseln nur aus der Analogie der Räumlichkeit und des Klimas zu erklären, wie mit Wallace sich vorzustellen, daß die zufälligen, den Transport vermittelnden Momente von Insel zu Insel wirkten, unter sorgfältiger Vermeidung des Festlandes. Dagegen ist es leicht verständlich, wenn weit entfernte, aber einst durch Landmassen verbundene Inseln, die im älteren Tertiär isoliert wurden, identische Pflanzen bewahrten, die auf den Kontinenten größtenteils erloschen im Kampfe ums Dasein. Auf den Kontinenten wechselten überall vielfach die klimatischen und geographischen Bedingungen. Ein-

wanderung und Austausch modifizierten immerzu die Flora, die in stetem Wechsel begriffen war, indes auf den Inseln zwar auch manche Pflanzengruppen erloschen, im ganzen aber konservative Stabilität der Vegetation den altertümlichen Stempel aufdrückte.

Engler erkennt die nahen Beziehungen der Flora von Neu-Caledonien zu jener von Viti an, betont aber den scharfen Gegensatz beider zur Flora der Sandwichsinseln. Andererseits erkennt aber Engler auch an, daß das ostpolynesische altozeanische Florenelement sich in der australischen Region nur im antarktischen Südamerika erhalten hat. Dies wird leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die Sandwichsinseln schon mesozoisch isoliert wurden, indes Australien, Viti, Neu-Seeland usw. während des älteren Tertiäres tropische Einwanderer erhielten, die der Flora ein neues Element zuführten. Dieses indische Element ist nicht bis Südamerika gekommen, da die Brücke nach Südamerika eher unterbrochen worden zu sein scheint als jene bis Viti. Nur von Norden her konnten in das südliche Südamerika die tropischen Typen der Archhelenis einwandern, viele jedoch kamen wohl bis Argentinien, nicht aber über die Anden. Wenn man daher die eingewanderten Elemente aus der chilenischen Flora zu eliminieren vermag, so muß der Vergleich der antarktisch-chilenischen Flora mit jener der Sandwichsinseln ganz besonders instruktiv werden für die Erkennung jenes altozeanischen Elementes.

Es sind tatsächlich viele Pflanzenfamilien bis Neu-Caledonien und Viti gekommen, nicht aber weiter. Ich kann freilich diese Verhältnisse mit der mir zur Verfügung stehenden Literatur nicht klar legen, und so beschränke ich mich, auf einige Familien hinzuweisen, die teils sicher, teils wie mir es scheint in diese Kategorie gehören. Es sind das *Coniferae*, *Araceae*, *Casuarinaceae*, *Nepenthaceae*, *Proteaceae*,

Ulmaceae, Malpighiaceae u. a., sowie nach Engler (II. p. 308) auch *Anacardiaceae* und *Burseraceae*. Engler hat (II. p. 164) eine Liste über die Verbreitung der tropischen Familien gegeben unter Berücksichtigung derjenigen, die auch in Polynesien noch vorkommen oder fehlen. Wenn somit von den Sandwichsinseln aus über Viti, Australien, die Molukken usw. sukzessive der Einbruch der alten Archinotis sich vollzog, so geschah dies in Etappen und jeder dieser Etappen müssen andere Verbreitungslinien entsprechen. Natürlich sind dieselben nur mit Vorsicht und unvollkommen zu rekonstruieren, da z. B. manche Familien, die einst bis Viti reichten, dort oder auf Neu-Seeland oder auf beiden erloschen sein können. Eben aus diesem Grunde scheint mir es so nötig zu sein, die Betrachtung auf die gesamte organische Natur auszudehnen, denn der Fortschritt in einer Disziplin muß auch auf jenen in andern rückwirken und nicht alle Disziplinen sind in Bezug auf das doch vor allem grundlegende fossile Material gleich günstig situiert.

Der Zusammenhang des indoaustralischen Gebietes muß jedenfalls länger erhalten geblieben sein als jener von Australien und Neu-Seeland. Wenn Gattungen wie *Canis*, *Sus*, Muriden usw. bis Neu-Guinea und Australien vordringen konnten, so muß dieses Gebiet bis zum Miocän, vielleicht noch während eines Teiles desselben im Zusammenhange mit Asien erhalten geblieben sein. So konnten denn auch Gattungen der Archhelenis bis Nord- und Ostaustralien vordringen, welche, soviel ich sehe, bis Neu-Seeland nicht kamen. Dies alles sind Fragen, die zurzeit, wie mir scheint, noch nicht entscheidbar sind. Jedenfalls stimmen auch hier die Ergebnisse botanischer Forschung eher zu meiner Darstellung als zu jener von Wallace, dessen Regionenabgrenzung floristisch keine Bestätigung findet. Übrigens ist es nur ein Zugeständnis in diesem Sinne, wenn Wallace Celebes als eine anomale

Insel ansieht; dann sind doch aber Neu-Guinea und Australien eben solche anomale Inseln. Je nachdem man eine andere Tiergruppe wählt, fällt das Resultat anders aus, und es ist ziemlich willkürlich, gerade die Beuteltiere zum entscheidenden Faktor zu machen. Trotzdem bleibt die Tatsache bestehen, daß für manche Gattungen der Familien des Tierreiches die Wallace-Linie eine Bedeutung hat, die ihr botanisch nirgends zukommt. Das ist ein Zeichen dafür, daß es unter den indoaustralischen tropischen Pflanzenfamilien keine von miocänem oder pliocänem Alter gibt. Diese ganze Tropenflora reicht ins Eocän oder in die Kreide zurück. Relativ junge Pflanzenfamilien gibt es offenbar nur in geringer Zahl, sie ausfindig zu machen wird eine der wichtigsten Aufgaben künftiger Forschung sein müssen. Wenn unter den über Viti nicht hinausgehenden Familien sich auch solche befinden müssen, die im östlichen Polynesien erloschen sind, so wird für viele doch in gleicher Weise die alte Landverbindung maßgebend gewesen sein, wie sie es war für Frösche und Schlangen, denen sich ja im wesentlichen auch die plazentalen Säugetiere anschließen. Alle von Viti ab fehlenden Familien muß man im Verdachte haben, daß sie erst eocän Australien erreichten.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, in anderer Weise die Beziehungen der jetzt scharf geschiedenen Florenelemente zu erklären. Hier ist vor allem die Theorie der Atlantis zu nennen, wie sie Heer in seinem klassischen Werke über die Urwelt der Schweiz entwickelte. Danach soll eine die Canaren passierende miocäne Landbrücke nach Nordamerika und Westindien den atlantischen Ozean noch pliocän durchquert haben. Es würde mich hier zu weit führen, die Gründe darzulegen, welche gegen eine so lange anhaltende und eine nordatlantische Brücke sprechen; ich will mich darauf beschränken, auf einige dafür wichtige Tatsachen hinzuweisen. Wir sehen

miocän wie pliocän in Westindien Heliceen und Landdeckelschnecken auftreten und sich bis auf unsere Tage erhalten, welche charakteristisch sind für das europäische ältere Tertiär. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß diese Gattungen ihr jetziges Wohngebiet über Asien und das pazifische Nordamerika erreichten. Es muß dann eine erheblich mehr gen Süden reichende Landmasse in der Gegend der Aleuten beide Kontinente verbunden haben. Echte *Helix* gibt es in Nordamerika östlich der Felsengebirge nicht, wohl aber in deren Westen, von wo aus sie sich über Zentralamerika weit nach Südamerika verfolgen lassen. Diese und andere in gleicher Lage befindlichen Gattungen fehlen auch tertiär in den östlichen Vereinigten Staaten.

In dieser Annahme einer ostasiatisch-kalifornischen Einwanderung treffe ich mit Engler (I. p. 175) zusammen. Es ist aber klar, daß diese Brücke nicht von jeher bestand und nicht die einzige war. Die Art, wie zirkumpolar eine identische Flora und Fauna ausgebreitet war und noch ist, zwingt uns zu der Annahme, daß die jetzt getrennten hochnordischen Gebiete einst zusammenhingen und daß hier eine eigenartige Flora frühzeitig entwickelt war, die erste im Laufe der tertiären Epoche Hand in Hand mit Abnahme der Temperatur weiter gen Süden hinabrückte. Dies ist botanisch festgestellt und analoge Fälle sind zoologisch bekannt. So weist Emery darauf hin, daß schon im älteren Tertiär eine Trennung in zwei Regionen bezüglich der Ameisen bestand. Im Norden herrschte die jetzige nordeuropäische und zirkumpolare Fauna, im Süden (Sizilien) finden sich zahlreiche indoaustralische Typen. Ebenso steht es mit den Landmollusken. Nun finde ich die Anwesenheit indoaustralischer Typen verbürgt im europäischen älteren Tertiär, keine Spur davon aber für Nordamerika nachweisbar, weder botanisch noch zoologisch. Ich schließe daraus, daß die nordpazifische Brücke erst miocän

entstand. Wäre sie von jeher vorhanden gewesen, so hätten indoaustralische Typen im ganzen Tertiär herrschen müssen, auch in Nordamerika. Die Tatsachen reden aber bezüglich des älteren Tertiärs nur für einen Austausch über die grönländisch-nordische Brücke.

Wir wissen, daß während des ganzen Tertiärs ein, wie es scheint, ab und zu unterbrochener Austausch von Säugetieren zwischen Nordamerika und Europa statthatte. Dabei ist aber die auffällige Tatsache zum Vorschein gekommen, daß mancherlei Gattungen oder selbst Familien an diesem Austausch nicht teilnahmen. Da dies nicht auf mangelnde Landverbindung beziehbar ist, so bleibt nur die Annahme, daß eben über die nordische Brücke nur Tiere der gemäßigten Zone wandern konnten und daß von dem Austausche alle Gattungen ausgeschlossen blieben, deren Verbreitung sich nicht so weit gen Norden erstreckte. So haben wir das sonderbare Verhältnis, im argentinischen Tertiär Anoplotheriden und Theridomyden anzutreffen, welche sich an jene des europäischen Tertiär anschließen, niemals aber nach Nordamerika kamen. Es sind dies also paläarktische Gattungen, die über Australien[1]) nach Südamerika kamen und die nur deshalb nie nach Nordamerika gelangten, weil sie von Australien durch die Tropen bis Europa vordrangen, nicht aber bis zum hohen Norden.

Erst miocän und pliocän dürfte bei Abbruch dieser alten Brücke die nordpacifische hinzugekommen sein, über welche dann subtropische, vielleicht selbst tropische Gewächse von Asien hineinwandern konnten. Dies kann, wie Engler anführt, der Ursprung für manche tropische Übereinstimmungen in der Flora geworden sein, und gerade diese späteren Einwanderungen erschweren die Untersuchung so enorm.

---

[1]) Richtiger wohl über Afrika (Zusatz von 1907).

Wenn wir z. B. von den Musaceen die Gattung *Ravenala* in Madagaskar und in Guiana finden, so kann sie ebensowohl ein Glied der archhelenischen Flora sein als der Rest einer einst in Asien weitverbreiteten Gattung, die miocän über Lemurien nach Madagaskar und über Kalifornien nach Südamerika gelangte. Sicher urteilen läßt sich eben nur, wo ausreichende paläontologische Tatsachen zugrunde liegen. So viel ich sehe, ist aber aus dem ganzen Gebiete der Archhelenis über die Flora von Kreide und Eocän nichts bekannt. Erst wenn diese Lücken einigermaßen ausgefüllt sind, wird es möglich sein, die hier aufgeworfenen Probleme klar zu stellen. Bis dahin handelt es sich nur um Vermutungen. Alles aber, was bisher über Geschichte und Verbreitung der tropischen Gewächse bekannt ist, läßt viel eher Übereinstimmung mit den von mir vorgelegten zoogeographischen Resultaten erwarten als mit jenen von Wallace. So sagt Engler (II. p. 329): „Theoretisch ist anzunehmen, daß das neotropische Element ursprünglich noch weniger von dem paläotropischen Element verschieden war als jetzt." Wenn ich im Gegensatze hierzu nun nicht an eine eocäne pantropische Region glaube, sondern zwischen Bengalen und Hinterindien die alte Scheide zwischen der Archhelenis und dem indoaustralischen Gebiete voraussetze, so treffe ich ja auch hierin mit den bekannten Darlegungen Englers über die Zugstraße der Cupuliferen usw. zusammen.

V. Die Flora des Süßwassers.

Als ich darauf aufmerksam geworden, daß die Tierwelt des Süßwassers in höherem Grade als jene des Festlandes altertümliche Züge bewahrt und durch die sonderbare Mischung uralter und junger Typen im höchsten Grade eines kritischen Studiums würdig sei, drängte sich mir der Gedanke auf, daß die Wasserpflanzen wohl in ähnlicher Weise interessante Re-

sultate ergeben möchten. Der Erfolg bestätigte diese Voraussetzung vollkommen. Es steht um die Pflanzen des Süßwassers wie um die Tiere desselben Wohngebietes; man hat sich beim Studium der geographischen Verbreitung nie um sie gekümmert. Und doch sind sie weniger Verschleppungen ausgesetzt als die Pflanzen des Landes und daher vielfach wichtiger als jene.

Der Güte des Herrn R. A. Philippi danke ich einige Mitteilungen über die chilenische Süßwasserflora. Von weitverbreiteten Arten finden sich da u. a. Arten *Myriophyllum* und *Callitriche*, die auch in Europa vorkommen, *Zanichellia palustris*, mehrere auch in Europa angetroffene Arten von *Potamogeton*, *Ranunculus aquatilis*, *Ceratophyllum chilense*, *Jussiaea repens*, *Anacharis chilensis*, *Lemna gibba* und *minor*, *Typha angustifolia*, Arten von *Chara* und *Nitella*, sodann die auch in Argentinien vorkommende Rhizocarpee *Azolla magellanica*. Letztere Art muß als antarktisches Element angesehen werden, eine *Azolla*-Art, *A. rubra*, die in Neu-Seeland vorkommt, findet sich auch in Südamerika, wo dann wohl erst tertiär das Verbreitungsgebiet gen Norden hin sich ausdehnte. *Hydrocotyle elongata*, *Novae-Zealandiae*, *moschata* und *Myriophyllum variaefolium* und *robustum* kommen nach Engler (II. p. 71) Chili und Neu-Seeland gemeinsam zu. Als vermutlich auf Irrtum beruhende Angaben sieht Philippi an: die einer Podostemacee (*Blandowia striata*), sowie von 2 *Alisma*-Arten. Dagegen ist die Anwesenheit der *Alismaceae* durch *Sagittaria chilensis* verbürgt. Dies ist der einzige amerikanische Zug in der Süßwasserflora von Chili. *Alisma major* reicht von Europa bis Australien, ebenso *Caldisia parnassifolia*, aber weiter nach Osten hin fehlen die *Alismeae*. So scheint es, als seien sie nicht ursprünglich kosmopolitisch gewesen, sondern von der holarktischen Region her vorgedrungen. Andererseits ist es möglich, daß die Gattung *Sagittaria* früher in Neu-Seeland existierte und dort durch die (pliocäne) Eiszeit vernichtet

wurde. Letzteres sehe ich als sicher an für die in Neu-Seeland fehlenden *Ceratophyllum*-Arten, da diese die arktischen und antarktischen Breiten meiden, ihre einstige Anwesenheit in diesem Gebiete aber durch das Vorkommen auf den Fidschiinseln wie in Australien bezeugt wird. Es wäre dann *Sagittaria* die einzige Gattung, deren Fehlen in Neu-Seeland uns in dem Bilde der allgemeinen Übereinstimmung der Wasserpflanzen auffällt.

Alle diese eben genannten Chili mit Neu-Seeland, Viti usw. gemeinsame Wasserpflanzen sind auch in Argentinien und Südbrasilien vertreten, zum Teil in identischen Arten, ebenso *Sagittaria*. In Guiana dagegen fehlen nach Schomburgk *Azolla, Myriophyllum, Callitriche, Anacharis, Potamogeton, Zanichellia*. Sehr viel wichtiger als diese negativen Charaktere sind die enormen Unterschiede, die sich dadurch ergeben, daß östlich der Anden eine ganze Reihe von Familien in Südbrasilien und Argentinien vertreten sind, welche in Chili ebenso vollkommen fehlen wie in Neu-Seeland und offenbar niemals diese Gegenden erreichten. Es sind die *Nymphaeaceae, Pontederiaceae, Podostemaceae, Butomaceae* und *Pistiaceae*. Wir müssen annehmen, daß diese Familien dem Norden entstammen und nach dem La Plata erst gelangten, als bereits die Kette der Anden eine unüberschreitbare Wasserscheide bildete. Nach dem, was wir über das Auftreten des Amazonas-Elementes am La Plata bis jetzt wissen, fällt dieser Zeitpunkt in das Pliocän. Als solches ist die Pampasformation unweigerlich anzusehen, seit Glieder dieser Tierwelt in Nordamerika im Pliocän nachgewiesen sind. Es verhält sich also hierin die Süßwasserflora genau wie die Tierwelt des Süßwassers. Übereinstimmung bis zur Identität der Spezies diesseits wie jenseits der südlichen Anden einerseits, enormer Kontrast andererseits durch Eindringen tropischer Elemente in die La Plata-Region.

Wenn diese in Chili fehlenden Familien von Norden her kamen, so können sie sowohl von Nordamerika stammen als auch aus Archhelenis. Es scheint mir kaum zweifelhaft, daß beide Fälle vertreten sind. Die Nymphäaceen sind im wesentlichen eine holarktische Familie, deren Existenz in Europa während der Tertiärperiode durch mancherlei zweifellose Funde erwiesen ist. Von der Gattung *Nelumbo* reicht eine Art von Ostasien bis Nordaustralien, eine andere von Westindien bis zum Magdalenenstrom. Die australischen Nymphäen sind offenbar von Asien her eingewandert, aber östlich von Australien gibt es keine Nymphäen. Es ist daher sehr wohl möglich, daß die Arten dieser Familie erst tertiär in das Gebiet der Archhelenis eindrangen. Die Wasserpflanzen sind für solche Wanderungen günstiger gestellt als die größeren Tiere. Während die seit Ende der Miocänperiode bestehende Verbindung von Nord- und Südamerika weder für die Muscheln noch für die Fische irgend welchen Austausch zur Folge hatte, erstrecken sich manche Wasserpflanzen von Argentinien bis Pennsylvanien. So von den Pontederieen *Heteranthera reniformis* und *Pontederia cordata.* Ebenso verhält sich auch *Pistia stratiotes.* Ihr sehr nahe stehende Arten existieren in der jüngeren Kreide von Südfrankreich und im Tertiär von Nordamerika. Es kann daher *Pistia* sehr wohl von der holarktischen Region aus nach Afrika, Madagaskar, Ostindien und Südamerika vorgedrungen sein. Daß alle *Pistia*-Formen einer einzigen Spezies angehören, wie Engler angibt, möchte doch fraglich sein. Lorentz führt aus Argentinien 2, Schomburgk aus Guiana 4 Spezies an.

Während es mir für Pistiaceen und Nymphäaceen wahrscheinlich dünkt, daß sie der holarktischen Region entstammen, glaube ich, daß die anderen drei Familien ursprünglich der Archhelenis angehören. Dafür spricht ihre Verbreitung, auch ihr Fehlen in fossilen Schichten der holarktischen Region.

Am reinsten haben wohl die Podostemaceen dieses alte Verbreitungsgebiet gewahrt. Sie finden sich in den Gebirgsströmen des östlichen Südamerika, in Afrika, Madagaskar und Vorderindien und fehlen in Hinterindien, auch die angebliche Vertretung in Australien ist ganz unsicher. Die Gattung *Tristicha* ist in Afrika und im tropischen Südamerika vertreten, eine Art *Tr. hypnoides* Spreng. haben beide so entlegenen Gebiete gemein, ein gerade bei der Lebensweise dieser Wasserpflanzen höchst bemerkenswertes Faktum. Und es steht nicht allein. Von den Pontederien ist die Gattung *Heteranthera* im tropischen und subtropischen Amerika und in Afrika vertreten. Die im übrigen südamerikanische Gattung *Eichhornia* hat eine Art aufzuweisen, *E. natans* Solms, welche außer in Südamerika auch im tropischen Afrika vorkommt. Dagegen kommt die in Ostafrika und Indien vertretene Gattung *Monocharis* auch in Australien vor und die Spezies *M. vaginalis* hat das tropische Asien mit Ostafrika gemein.

Von den Butomaceen ist eine Gruppe in Südamerika entwickelt, eine andere in der alten Welt. *Butomus* kommt in der gemäßigten Zone von Europa und Asien in einer Art vor, *Tenegocharis latifolia* ist von Ostafrika über Indien bis Australien verbreitet. Das Erscheinen von *Butomus*-Früchten im europäischen Tertiär würde daher dieser Annahme nur widersprechen, wenn es schon in das Eocän fiele oder gar in die Kreide. Alle Gattungen, die über Asien oligocän oder untermiocän Australien erreichten, werden ebenso gut auch Europa haben erreichen können. Es scheint dabei sich so zu verhalten, daß die Arten, welche Ostafrika mit Australien gemein hat, dem indischen Gebiete entstammen, denn wir kennen, so viel ich sehe, keine Art, die von Südamerika über Afrika, Asien bis Australien reichte, wohl aber solche, die Südamerika und Afrika, und wieder andere, die Afrika mit Indien und Australien gemein sind. Eine solche dem indo-

australischen Gebiete zuzurechnende Familie dürften die *Aponogetonaceae* sein mit der von Australien bis Madagaskar und Afrika verbreiteten, aber Südamerika fehlenden Gattung *Aponogeton.* Derartige enorme Wanderungen müssen doch eben auch Zeit in Anspruch genommen haben, und so kann man sich gut vorstellen, wie Gattungen, welche der westlichen, d. h. südamerikanisch-afrikanischen Partie der Archhelenis zukamen, in der tertiären Wanderung das malayische Gebiet erst erreichten, als Australien schon abgeschnitten war. Das ist ein Gegensatz, der auch faunistisch überall hervortritt. Die indoaustralische Fauna erreichte Afrika erst, als die Brücke nach Amerika schon unterbrochen war, die neotropisch-afrikanischen Typen gelangten bis zu den Molukken, nicht aber bis Australien. Nur Gattungen, die entweder dem ganzen Gebiete oder dem vorderindischen Teile desselben allein zukamen, konnten Australien erreichen. Die neotropisch-afrikanische Ameisenfamilie der Doryliden ist nach Indien und den Sundainseln vorgedrungen, nicht aber bis Australien, während Polystachis sich von Australien bis Afrika über die Tropen der alten Welt verbreitete, ohne Südamerika zu erreichen.

Ob dieses indoaustralische Element ursprünglich der Archhelenis entstammt oder Australien und Hinterindien, wird in vielen Fällen kaum zu entscheiden sein. Gesichtspunkte wie die eben geschilderten müssen daher um so höher zu veranschlagen sein, so lange das fossile Material aus den Tropengebieten noch so kärglich zufließt.

Was ich hier bezüglich der Verbreitung der Wasserpflanzen bemerkte, kann nur den Zweck haben, auf einige auffallende Tatsachen hinzuweisen, die mit zoogeographischen parallel gehen. Zu einer genaueren Orientierung fehlt mir die Literatur. So kann ich mich z. B. nicht darüber orientieren, ob in Ecuador westlich der Anden dieselben Wasserpflanzen vorkommen, wie östlich derselben. Sollte dies der

Fall sein, so würden sich darin die Wasserpflanzen ebenso verhalten, wie die Tiere des Süßwassers, so daß nur in ihrem südlichen Teile die Anden eine scharfe phytogeographische Grenzlinie repräsentieren würden. Andererseits ist zu untersuchen, ob nicht viele der von Europa bis Australien, Neu-Seeland und Chili verbreiteten Pflanzen dem Gebiete der Archhelenis ursprünglich fehlten. Nach Schomburgk fehlen in Guiana *Myriophyllum, Callitriche, Anacharis, Potamogeton, Zanichellia* u. a., die zum Teil auch im äquatorialen resp. südlichen Afrika fehlen. Es ist also sehr wohl möglich, daß diese Gattungen einst der holarktischen Region sowie dem antarktischen Kontinent angehörten und der Archhelenis fehlten wie die Cupuliferen.

So liegt denn das interessante Ergebnis vor, daß die Wasserpflanzen von Chili aus Gattungen sich zusammensetzen, die auch in Argentinien und Neu-Seeland vorkommen, daß aber andererseits von Norden her tropische Formen nach dem La Plata vorgedrungen sind, welche in Chili ebenso fehlen wie in Neu-Seeland. Es stellt sich ein Gegensatz heraus zwischen dem tropischen Gebiete der Archhelenis und dem Gebiete der Archinotis, deren kosmopolitische Arten von der holarktischen Region durch die indoaustralische bis zum südlichen Südamerika gelangten. Nur das Vorkommen von *Sagittaria* in Chili kann etwa auf spätere Einwanderung bezogen werden, sonst ist dort die alte Süßwasserfauna des Archiplatagebietes rein erhalten geblieben, während in Argentinien von Nordamerika und vom Amazonasgebiete her tropische Typen einwanderten, die natürlich in Neu-Seeland völlig fehlen. Vollkommene Übereinstimmung der Gattungen und selbst der Arten neben enormen Unterschieden, ganz wie bei den Tieren des Süßwassers. Es scheint kaum möglich, diese Widersprüche anders als durch die hier vorgetragene Erklärung zu lösen.

VI. Schlußwort.

Es sind sehr vielerlei Tatsachen, welche die von mir vorgetragene Auffassung unterstützen, aber es stehen ihnen andere entgegen, welche zu widersprechen scheinen, und diese sollen hier hervorgehoben werden. Wenn Afrika und Südamerika bis zum Eocän vereint waren, so wird man in den zwischenliegenden, sogenannten ozeanischen Inseln wie Fernando Noronha, Ascension, St. Helena Reste der alten gemeinsamen Flora erwarten dürfen. Dies ist aber kaum der Fall. Wenn die Brücke eocän abgebrochen wurde, so muß diesen Inseln der ganze tertiäre Zuwachs der benachbarten Kontinente fehlen, sowohl die eigenartigen Erwerbungen, als die Einwanderer. Es ist aber zu bedenken, daß St. Helena länger mit Afrika, Fernando Noronha länger mit Brasilien vereint geblieben sein kann, so daß Züge des zunächst liegenden Festlandes in der Flora erscheinen konnten, wie das tatsächlich der Fall ist.

Fernando Noronha ist durch Ridleys Bearbeitung gut bekannt geworden. Es liegt zirka 300 englische Meilen vom Festlande ab, durch einen 2000 Faden tiefen Meeresarm abgetrennt. Brassner gibt an, daß Wallace ihm versicherte, Fernando Noronha müsse eine echte ozeanische Insel sein, die den Strömungsverhältnissen nach ihr organisches Leben von Afrika her erhalten habe. Das ist sicher falsch, denn sowohl die weiter verbreiteten Arten hat die Insel mit Brasilien gemein, als auch die Gattungen, in denen endemische Arten vorkommen. Ridley suchte am Strande nach Samen, fand aber nur die von *Mucuna urens*, einer enorm verbreiteten, auch in Pernambuco vorkommenden Art, welche aber in Fernando Noronha nicht akklimatisiert ist, da sie eben am Meeresstrande nicht wachsen kann. Wäre die ganze Flora eine importierte, so müßten doch wenigstens die marinen Strandpflanzen, welche Brasilien und Westafrika gemein haben, sich

vorfinden, was mit einer Ausnahme nicht der Fall ist. Vögel, denen man den Import zuschreiben könnte, sind nur in einigen wenigen Arten vertreten. Daß Fernando Noronha in der Tat nichts ist als ein abgelöstes Stück von Brasilien, wird daraus klar, auch reichte die Insel, wie geologisch nachweisbar, einst weiter in der Richtung gegen den Kontinent.

Es ist daher interessant, die Veränderungen resp. die Einbuße von Gattungen usw. zu studieren, welche die Insel erlitten hat, weil das auch auf ähnliche Verhältnisse in anderen Inseln Licht werfen kann. Es fehlen den Waldungen Musaceen und andere großblätterige Pflanzen, ferner Palmen, holzige Lianen, Malpighiaceen und andere oben von mir als mutmaßliches archhelenisches Element in Anspruch genommene Gattungen, ebenso epiphytische Orchideen. Es gibt einige kleine Flüßchen und einen tiefen Teich, der von einer *Nitella* erfüllt ist, sonst fehlen alle Wasserpflanzen. Es kommen gelegentlich Zeiten langanhaltender, selbst bis 2 Jahre währender Dürren vor, die hieran wie am Fehlen der Farne Schuld sein mögen. Nach Wallace ist das Vorwiegen der Farne ein charakteristisches Merkmal der ozeanischen Inseln, aber auf Fernando Noronha fehlen sie bis auf eine Art gänzlich. Es ist erwiesen, daß in relativ junger Zeit das Meer mindestens 100 Fuß höher stand, so daß von der ganzen Inselgruppe sehr wenig mehr außer Wasser geblieben sein dürfte und die Reste aller Vegetation auf die Bergspitzen sich zurückgezogen haben müssen.

Diese Verhältnisse sind überaus lehrreich für den Vergleich mit der Flora von St. Helena. Ähnlich wie in Fernando Noronha das brasilianische, so ist dort ein südafrikanisches Element nachweisbar, doch ist dasselbe kein speziell afrikanisches, sondern eher ein altozeanisches. *Mesembryanthemum*, *Pelargonium*, *Wahlenbergia* sind auch in Australien durch Arten vertreten, die zum Teil nach Engler den süd-

afrikanischen sehr nahe stehen, und auch bei *Phylica* beweist das Vorkommen dieser Gattung auf Madagaskar, Tristan d'Acunha und der Amsterdaminsel einstige weite Verbreitung. Im übrigen ist die Insel schon im Beginn des 16. Jahrhunderts mit Ziegen besetzt worden, welche die alte, überaus reiche Waldvegetation großenteils zerstörten und sicherlich sehr viele Gattungen austilgten, so doch wohl auch die Palmen, deren jungen Blättern alles Vieh sehr nachstellt Wie auf Fernando Noronha fehlen Wasserpflanzen. Vielleicht war auch diese Insel zeitweise noch kleiner, als sie jetzt schon ist. So darf man über die St. Helena fehlenden Gruppen nicht urteilen, da wir nur kümmerliche Reste der alten Vegetation kennen. Wie vorsichtig man in dieser Hinsicht sein muß, beweist das Beispiel der Landschnecken, unter denen die interessantesten, die großen, schönen *Bulimus*, ausgestorben und uns nur subfossil bekannt sind. Einige derselben hat v. Martens, wie ich glaube, mit Recht zu *Bulimus* subgenus *Pachyotus* gebracht, einer sonst nur in den Küstenwaldungen Brasiliens vertretenen Gruppe, wogegen Fischer sie zu den afrikanischen Achatinen zieht. Anatomisch stimmen fast alle diese bulimusartigen Schnecken untereinander überein.

Es liegt somit auf Fernando Noronha wie auf St. Helena eine schon lange isolierte und durch Mangel weiter Flußtäler und sonstige Momente der alten Charakterformen teilweise beraubte Tropenflora vor, über deren einstige Beschaffenheit sich nicht urteilen läßt. Daß sie den angrenzenden Kontinenten näher stand, lehren aber positive Züge, und dies wird noch klarer bei einem Blicke auf die Flora der Azoren und Kanaren, denn diese knüpft unmittelbar an die europäische an. Das Vorkommen von *Myrsine, Ocotea* usw., welches man als afrikanische Beziehung auffaßte, kann ebenso gut auf die europäische Tertiärflora bezogen werden, von der sich ja manche Gattungen in Afrika erhielten, denn die obigen

Gattungen sind von enorm weiter Verbreitung, *Myrsine* reicht bis zu den Sandwichsinseln. Es waren Heer und Hooker, welche zuerst die Beziehungen von Makaronesien, worunter ich mit Engler die Azoren, Kanaren und Madeira verstehe, zur europäischen Tertiärflora nachwiesen. Dagegen hält Wallace diese Flora nicht für eine Isolations-, sondern für eine Kompilationsflora, von Wind, Vögeln usw. zusammengetragen. Die Landschnecken läßt er durch Vögel und Wirbelstürme, welche die Eier mit sich trugen, befördert werden. Wer die großen fossilen *Helices*, welche in Madeira in enormen Massen existieren, kennt und die Eier und ihre Ablage von *Helix nemoralis* usw. beobachtet hat, wird Wallace in diesem Phantasiebilde unmöglich begleiten können. Diese Schnecken sind nach Madeira gekrochen. Es gibt, glaube ich, heute keinen Malakologen mehr, der daran zweifelt. Besonders überzeugend haben in neuerer Zeit Kobelt für die Landdeckelschnecken, Oppenheim für die Heliceen den Zusammenhang mit der europäischen Tertiärfauna nachgewiesen. Wenn dieser Zusammenhang schon miocän oder oligocän abgebrochen wurde, so kann das Fehlen placentaler Säugetiere usw. nicht auffallen. Auch hier stehen alle unbefangenen Untersuchungen botanisch wie zoologisch der Wallaceschen Kompilationslehre schroff entgegen.

Es gibt nur ein Element in der Wallaceschen Darstellung, dem man eine gewisse Berechtigung nicht abstreiten kann, der Mangel von Kupuliferen in Makaronesien, den Wallace erklärt durch die Größe der Früchte, welche sie zur Einschleppung durch Vögel nicht geeignet macht. Es ist aber möglich, daß mit dem Erlöschen der Säugetiere auf diesen Inseln die Verbreitungsmittel für manche Pflanzen hinwegfielen, und ebenso, daß die Kupuliferen hier wie anderswo erloschen. Die Gattung *Quercus* war eocän auch in Australien verbreitet, wo sie erlosch. Die jetzige Ver-

breitung der Gattung macht ganz den Eindruck, als ob sie eine pliocäne Rückeroberung eines lang verlorenen Gebietes darstelle, welches sich denn auch in den durch die pliocäne Geographie gebotenen Grenzen halten mußte.

Die Wallacesche Lehre von den ozeanischen Inseln ist überall im Niedergang, so auch durch Baurs Studien bezüglich der Galapagos, denen A. Agassiz einige durchaus nicht beweiskräftige geologische Momente entgegenhielt. Wir kennen keine anderen „ozeanischen" Inseln, als einzelne neuerlich entstandene vulkanische Südseeinseln und die auf ähnlichen Erhebungen entstandenen Koralleninseln. Sie alle haben eine extrem arme Flora, deren Hauptbestandteil die vom Meer verbreitete Strandflora ist, welcher dann Tauben noch Samen von einzelnen Früchten hinzufügen. Das sind die nackten Tatsachen, alles andere ist Phantasie. Ein Blick auf die innere Zusammensetzung der Flora der Sandwichsinseln zeigt ebenso wie bei der Tierwelt deren altkosmopolitischen Charakter in Verbindung mit dem Einfluß langer Isolierung. In einer Arbeit über Verbreitung der Ameisen habe ich kürzlich speziell nachgewiesen, wie die Insekten der Südseeinseln durchaus nicht australische, vom Winde verschlagene sind, sondern kosmopolitische. Hiermit stimmt auch die enorme Küstenfauna der Sandwichsinseln. Von Indien bis zu den Sandwichsinseln reicht eine identische Küstenfauna. Wäre diese nur durch die Wogen des Meeres verbreitet, so hätte sie von den Sandwichsinseln aus auch bis Kalifornien kommen können, was nicht der Fall ist. Amerikanische Züge sind in der Flora der Sandwichsinseln so wenig vorhanden, wie andine oder maskarenische. Es sind kosmopolitische Pflanzen vorhanden, von denen ebenso in Nordamerika wie in anderen Gebieten sich einzelne erhielten, die anderswo erloschen.

Was wir neuerdings erfahren haben, zeigt uns einen Gegensatz zwischen der Fauna der Tiefsee und jener der

Küsten, sowie zwischen Küstentieren und pelagischen, berechtigt uns aber nicht zum Glauben, daß die pelagischen Larven der Küstentiere über unbegrenzte Räume hin sich verbreiten könnten. Ähnlich scheint es auch botanisch zu stehen. Daß die Mangrove Südamerikas von Afrika her durch die Wogen befördert sei, ist eine mindestens unwahrscheinliche Annahme, der die von Fernando Noronha mitgeteilten Beobachtungen nicht zur Stütze dienen können. Daß es sich in der Mangrove um alte Küstenpflanzen handelt, zeigt auch ihre Anwesenheit an den pacifischen Küsten Amerikas, die doch seit Schluß der miocänen Formation vom atlantischen Gebiete abgeschnitten sind. Hier ist die Annahme, daß die jetzige Verbreitung durch ehemalig andere geographische Verhältnisse sich erkläre, wohl ebenso berechtigt, wie nach Ascherson für die marinen Potamogetonaceen. Wenn wir identische Küstenmollusken nicht nur in Guinea und Brasilien antreffen, sondern auch auf den Inseln Fernando Noronha, Ascension, St. Helena, so ist das in einer mit den beobachteten biologischen Tatsachen übereinstimmenden Weise nur zu erklären durch die Annahme ehemaliger Küstenverbindung. Andererseits haben die Ost- und Westküste von Südamerika kaum zwei bis drei Arten Konchylien gemein und sehr viel größer ist die Zahl solcher identischer Spezies auch nicht im älteren Tertiär, das uns in Argentinien u. a. eine sonst auf Neu-Seeland beschränkte Gattung (*Struthiolaria*) vorführt, ein Zeichen, daß eben schon im Beginn des Tertiärs Patagonien nach Süden hin mit antarktischen Landmassen zusammenhing, indes im Norden das Archiplatagebiet in eine Halbinsel endete.

Das, was biogeographische Forschungen uns als Postulat aufzwingen, ist somit gleichermaßen Resultat geologischer Studien. Bedeutungslos ist dagegen der Wallacesche Einwurf, daß es unwahrscheinlich sei, daß Tiefen von mehreren

tausend Faden durch Senkung entstanden seien. Wenn für Madagaskar schon eine pliocäne oder im Miocän beginnende Senkung Meerestiefen von 1500—2000 Faden schuf, so werden Senkungen, die schon eocän begannen, die doppelte Tiefe haben erreichen können. Daß es auch große Gebiete der Ozeane gab, so der nordatlantische und der nord- und südpacifische, die vermutlich von jeher sehr große Tiefen besaßen, wird man Wallace zugeben können, ja noch mehr: diese Meere müssen einst erheblich tiefer gewesen sein, die Versenkung großer Teile der Archhelenis und der Archinotis müssen durch Seitendruck zu teilweiser Verflachung der einst tieferen angrenzenden Becken geführt haben. Daß von den untergetauchten Kontinenten es vorzugsweise vulkanische Bergspitzen sind, die hervorragen, ist nicht wunderbar: Island, welches Wallace zu den kontinentalen Inseln rechnet, ist fast rein vulkanisch, und auch auf den vulkanischen Azoren gibt es miocäne Schichten mit Fossilien.

Überblicken wir das Resultat dieser Betrachtungen, so stehen sie in scharfem Gegensatze zur Wallaceschen Lehre von der Unveränderlichkeit der Kontinente und großen Meerestiefen. Sehr viel Beziehungen dagegen treten hervor zu den Darstellungen von Hooker, Heer, Ettingshausen und vor allem von Engler. Wo Englers Darstellung irrig ist, sind entweder veraltete falsche Ansichten über die geologische Geschichte Amerikas daran schuld, oder die Irrtümer der Wallaceschen Lehren. Entkleidet man Englers Buch dieser Irrtümer, so ergibt sich eine Üereinstimmung zwischen seiner und der von mir vorgetragenen Auffassung, die mir eine weitere Garantie für die Berechtigung der letzteren darbietet. Die Wallaceschen Axiome von den ozeanischen Inseln und von der Unveränderlichkeit der Meerestiefen und Kontinente stehen ihrem inneren Werte nach auf gleicher Stufe mit der berühmten, von Wallace eifrig verteidigten

Darwinschen Selektionstheorie, von der auch diejenigen sich nicht überzeugen können, die um elegante Schlagworte sich nicht kümmernd der Artenfrage unbekümmert nachspüren.

So lange der Schleier, der noch über der Kreide- und Eocänflora der Archhelenis liegt, nicht wenigstens an einigen Stellen gelüftet sein wird, muß es überaus schwierig und teilweise unmöglich sein zu beurteilen, welche Familien kosmopolitisch und welche der Archhelenis eigen waren. Um so mehr wird man dem Ergebnis zoologischer Studien, wo diese besser von fossilem Materiale begünstigt sind, Beachtung schenken müssen. Besonderen Wert lege ich darauf, daß die Süßwassertiere von Archamazonien sehr nahe Beziehungen bieten zu Afrika und daß das vorliegende paläontologische Material eine Ableitung dieses tropisch südamerikanischen Elementes weder von Nordamerika noch vom antarktischen Amerika her gestattet. Neben dieser alten gemeinsamen Fauna erscheinen dann aber tertiäre Einwanderungen aus der holarktischen Region, welche identische Formen sowohl nach Westindien und Südamerika als nach Afrika, Madagaskar und Bengalen führen konnten. Hierin eben liegt die enorme Schwierigkeit dieser Untersuchungen begründet. Daß botanisch sich ähnliche Verhältnisse ergeben dürften, zeigt die Verbreitung der Wasserpflanzen, von denen die Pontederiaceen und Podostemaceen, die wir als archhelenisches Element ihrer Verbreitung nach in Anspruch nehmen müssen, fossil holarktisch nicht angetroffen wurden, zumal nicht in Kreide und Eocän.

Wenn der Wallaceschen Auffassung Südamerika als einheitlicher Begriff erschien, der meinen aber als das Produkt der tertiären Verschmelzung verschiedener Teile, deren mesozoische Beziehungen total differente waren, so bedingt diese veränderte Auffassung auch ganz neue Aufgaben. Nicht nur

müssen die jedem derselben eigenartigen Gruppen eruiert, sondern es müssen auch die Austauschlinien studiert werden. So hat sich mir ergeben, daß Süßwassermollusken von Rio Grande do Sul und dem La Plata, welche in St. Catharina und Rio, kurz im südlichen Küstengebiete fehlen, in Bahia wieder auftreten. Es sind das Kolonisten, welchen einst Kommunikationen zum Rio S. Francisco und zum La Plata vom Amazonas aus offen standen. Ihnen schließen sich viele Landtiere an, welche durch das La Plata-Tal einwanderten und nur teilweise dann bis ins östliche Brasilien vordringen konnten. Wahrscheinlich werden hierin die Wasserpflanzen analoge Beziehungen darbieten. Südamerika gestaltet sich somit zu einem der wichtigsten biogeographischen Gebiete der Erde, dessen Studium auch über weit entlegene Regionen maßgebenden Aufschluß geben kann. Die Übereinstimmung, welche in dieser Hinsicht phytogeographische und zoogeographische Verhältnisse erkennen lassen, berechtigt zu der Erwartung, daß man für das Studium der Pflanzengeographie nicht mehr die Wallacesche Darstellung, sondern die hier vorgetragene zum Vergleiche heranziehen werde.

Zehntes Kapitel.

Zur Geschichte der marinen Fauna von Patagonien.

(Zoologischer Anzeiger No. 548, 1897, p. 530—535.)

Übersetzt ins Englische: Revista do Museu Paulista, Band II, p. 372—380.

In folgendem gebe ich einen kurzen Bericht über eine von mir in Portugiesisch geschriebene Arbeit, welche in Bd. II der Revista do Museu Paulista erscheinen wird. Durch diese Untersuchung ist es möglich geworden, auch bezüglich der Mollusken, die einzelnen tertiären Formationen von Pata-

gonien und Argentinien zu scheiden und zu charakterisieren. Während für d'Orbigny und Darwin die Ablagerungen von St. Cruz als einheitlich galten, unterscheiden die argentinischen Forscher zwei Formationen, die patagonische und die Santa Cruzer. Durch die Sammlungen von Carlos Ameghino, welche mir von dessen Bruder Florentino zum Studium anvertraut wurden, sind nicht nur zahlreiche neue Arten bekannt geworden, sondern ist auch für die große Mehrzahl derselben die Formation, der sie entstammen, festgestellt worden. Wir kennen jetzt 50 Arten aus der patagonischen, 70 aus der St. Cruz-Formation. Sieben Arten sind beiden Formationen gemeinsam, wie auch der allgemeine Charakter beider der gleiche ist. Die Zahl der lebenden Arten ist in beiden eine recht geringe, 6% in der patagonischen, 7% in der St. Cruz-Formation (*Trochita corrugata* Rve. und *magellanica* Gray, *Trophon laciniatus* Mart. und *varians* Orb., *Magellania globosa* Lam.).

Im allgemeinen lassen sich aus dem Charakter der Molluskenfauna beider Schichten schwer Anhangspunkte entnehmen zur relativen Altersbestimmung. Interessant sind immerhin in dieser Hinsicht die Arciden, welche in der älteren patagonischen Formation durch *Cucullaea* und *Cucullaria*, in der St. Cruz-Formation durch *Arca* und *Pectunculus* vertreten sind. An ausgestorbenen Gattungen findet sich nur eine, *Amathusia* Phil., eine auffallende Form, von Philippi den Veneriden zugerechnet, von mir dem Schlosse nach, das nur Kardinalzähne hat, für eine *Glycimeris* mit schwach entwickelten Siphonen und daher nicht klaffender Schale gehalten. Die Varietät der *Amathusia angulata* Phil. von St. Cruz ist eine kolossale Schale von 25 cm Länge.

Es bestätigt sich weder die Annahme von d'Orbigny und Darwin, daß lebende Arten ganz fehlen, noch jene von Neumayer, daß keinerlei Beziehungen zum europäischen

Tertiär nachweisbar seien. Die mächtige *Cucullaea dalli* Ih. entspricht sehr der *C. crassatina* Lam. des Pariser Beckens und nur in letzterem kommen auch Arten von *Arca* sect. *cucullaria* vor. Die riesigen *Pectunculus* der St. Cruz-Formation sind wohl dem *P. pulvinatus* Lam. zuzurechnen und ein weiterer entschieden auf europäisches Tertiär hinweisender Zug ist die Anwesenheit von *Scutella*.

Es ist zu erwarten, daß eine weitere Verfolgung dieser Beziehungen zum europäischen Tertiär die Frage der Altersbestimmung der einzelnen patagonischen Formationen wesentlich klären wird. Bisher war diese Frage fast nur auf Grund der fossilen Säugetiere erörtert, und diese scheinen dazu recht wenig geeignet. Nicht nur, daß nach dem Charakter derselben, zumal der Huftiere und Nager, die patagonische Formation von Ameghino für eocän, von Zittel für miocän, von Schlosser für pliocän gehalten wurde, es ist auch allen diesen Forschern entgangen, daß man irrigerweise die ältere Formation für die jüngere gehalten hatte. Erst 1894 zeigten Ameghino und bald darauf Mercerat, daß in Wahrheit die patagonische Formation die ältere ist. Man muß, um die wirklich vorhandenen Schwierigkeiten richtiger zu würdigen, sich erinnern, daß Südamerika im Beginne der Tertiärzeit isoliert wurde und es bis zu Beginn des Pliocäns blieb. Es fehlen daher jene Wechselbeziehungen mit den Faunen anderer Gebiete, welche in Europa und Nordamerika so wesentlich zur Sicherung der Altersbestimmung beigetragen haben.

Als Momente, welche von wirklich bedeutendem Werte für die Altersbestimmung der patagonischen Schichten sind, können wir gelten lassen:

1. Die Anwesenheit von Dinosauriern und kretazeischen Fischen in der guaranischen Formation, mit welcher die obere Kreide abschließt. Das Verhältnis der Formation mit *Pyrotherium*, welche nach Mercerat auf jene folgt, nach

Ameghino eine eingeschaltete Stufe der guaranischen Formation ist, hat sich aus den wenigen mir vorliegenden Mollusken (*Ostrea pyrotheriorum* Ih., *Potamides patagonensis* Ih.) nicht entscheiden lassen.

2. Die durch *Scutella, Pectunculus* cf. *pulvinatus, Cucullaea dalli* usw. dargebotenen Beziehungen zum älteren europäischen Tertiär.

3. Das Erscheinen von Säugetieren, welche nach Zittel jenen des älteren europäischen Pliocäns entsprechen, in der araukanischen Stufe der Pampasformation. Diese Tatsachen und das Auftreten von typischen Pampassäugetieren im nordamerikanischen Pliocän haben das pliocäne Alter der Pampasformation resp. ihrer Hauptmasse klargestellt.

Wenn man sonach die Schichten mit *Pyrotherium* dem unteren, die patagonische Formation dem oberen Eocän vergleicht und der St. Cruz-Formation oligocänes und untermiocänes Alter zuschreibt, so dürfte man wohl der Wahrheit ziemlich nahe kommen.

Von besonderem Interesse sind die Beziehungen zwischen den palaeogenen Schichten von St. Cruz und jenen von Chili, zumal in Navidad. Nach meinen Untersuchungen ergeben sich für die patagonische Formation 24%, für jene von St. Cruz 20% von Arten, welche auch im chilenischen Tertiär von Navidad usw. vorkommen. Hierzu kommen die schon erwähnte, beiden Fundstellen gemeinsame Gattung *Amathusia* und viele korrespondierende Arten. Die in St. Cruz vertretenen Familien sind fast ausnahmslos auch in Nividad vorhanden.

Zittel hat auf die Beziehungen des St. Cruz-Tertiäres zu jenem von Neu-Seeland hingewiesen und eine Anzahl identischer Spezies namhaft gemacht. Leider ist mir die Literatur über Tertiär von Neu-Seeland nicht zugänglich.

Die jetzt über die Tertiärfauna von Patagonien vorliegenden Aufschlüsse, in Verbindung mit denen, die wir über das chilenische Tertiär durch Philippi's ausgezeichnetes Werk und durch die Arbeiten von Steinmann und Moericke erhalten haben, gestatten uns in großen Zügen die Geschichte der Mollusken des magellanischen Bezirkes zu entwerfen. Eine Reihe von Gattungen sind seit der älteren Tertiärzeit hier erloschen oder wie *Struthiolaria* nur in Neu-Seeland usw. erhalten geblieben. Von den jetzt in Südpatagonien und im magellanischen Distrikt überhaupt lebenden Vertretern der Gattungen *Voluta, Trophon, Turritella, Natica, Venus, Cytherea, Dosinia, Pecten* usw. können wir nachweisen, daß sie die Abkömmlinge der schon in der Tertiärzeit hier vertretenen Arten jener Gattungen sind. Es kommt aber auch der Fall vor, daß Gattungen, die im älteren Tertiär vertreten waren, jetzt zwar ebenfalls vertreten sind, aber in Arten oder Sektionen, welche auf einen anderen Ursprung hinweisen. Im Tertiär von St. Cruz kommen typische *Arca* vor, aber der einzige heutige Vertreter der Gattung (*Lissarca rubrofusca* Sm.) gehört einer anderen Sektion an und weist durch die Verbreitung dieser Art auch über Neu-Georgien und die Kergueleninseln auf antarktische Herkunft späteren Datums hin. Die Gattung *Cardium*, heute in der magellanischen Fauna und in Chili nur durch je eine sehr kleine Art repräsentiert, war im Tertiär an beiden Stellen durch schöne große Arten vertreten. Die schon tertiär vorhandenen Familien, in welchen eine solche spätere Ersetzung stattfand, sind *Cardiidae, Cerithiidae, Fissurellidae* und die Genera *Arca* und *Mactra (Mulinia)*.

Diese Verhältnisse weisen uns hin auf den Zuwachs, den die Fauna durch Zuwanderung erlitten hat. Hierhin zählen zunächst jene Gattungen, welche im chilenischen Tertiär vertreten sind, im argentinischen fehlen oder wie im Falle von

Mactra durch Arten aus anderen Sektionen vertreten waren. Zu den im chilenischen Tertiär vertretenen und von da später in den magellanischen Distrikt eingewanderten Gattungen gehören u. a. *Purpura, Monoceros, Concholepas, Mulinia.*

Eine Anzahl Arten scheint durch die Tiefsee aus nordischen Breiten zugewandert zu sein und hierauf komme ich weiterhin zurück. Nächstdem fand aber auch eine spättertiäre oder, wie wahrscheinlicher, pleistocäne Einwanderung aus antarktischen Gebieten statt, welche in hohem Maße auf den Gesamtcharakter der Fauna umgestaltend einwirkte. Es ist nicht angänglich, von dem einen winzigen Vertreter der Gattung *Fissurella*, den diese im patogonischen Tertiär hat, die ganze reiche Vertretung, welche die Gattung im magellanischen Bezirke und in Chili besitzt, abzuleiten. Hiervon abgesehen sind *Fissurella*-Arten im Tertiär von Patagonien und Chili nicht vertreten und Arten der Gattungen *Acmaea, Patella, Gadinia, Siphonaria, Bullia* fehlen im argentinischen Tertiär ebenso völlig wie im chilenischen. Die weite Verbreitung mancher der hier in Betracht kommenden Arten im antarktischen Gebiete bis Neu-Seeland (*Siphonaria redimiculum* Rve.), am Kap der guten Hoffnung (*Patella barbara* L.), oder an den Kerguelen, Auklandsinseln usw. (*Patella aenea* Gm.) weist auf eine relativ späte Einwanderung aus antarktischen Gebieten hin. Eine der hierbei in Betracht kommenden Arten (*Siphonaria Lessoni* Blv.) kommt an der patagonisch-argentinischen Küste und an der pacifischen Küste von Südamerika vor und zwar reicht sie dort, entsprechend der weiter gegen Norden ziehenden Isotherme viel weiter nach Norden als in Argentinien. Wenn eine derartige zu beiden Seiten des Kontinents sich ausbreitende Art in den Ausgangspunkten infolge von Temperaturerniedrigung erlischt, so erhält sie sich direkt oder in spezifisch umgewandelter Form an den Küsten von Peru und Chili einerseits, von Südbrasilien andererseits.

Das ist der Fall von *Bullia*. In diesem Falle kann es sich nicht etwa um ein Glied der alten gemeinsamen Tertiärfauna handeln, denn in dieser kommen, in Chili wie in Patagonien, Arten von *Bullia* so wenig vor wie solche von *Siphonaria*. *Laevilitorina caliginosa* Gld., die einzige *Litorina* der magellanischen Provinz kommt auch neben den anderen Arten der Gattung in Neu-Georgien und bei den Kerguelen vor, während im patagonischen Tertiär, so weit bis jetzt bekannt, Litorinen ganz fehlen. So ergänzen einander paläontologische und zoogeographische Momente, um zu erweisen, daß eine erst spät erfolgte Zuwanderung antarktischer Elemente die alte Fauna des magellanischen Bezirkes mächtig umgestaltet hat, und wir werden kaum irren, wenn wir als die Ursache dieser Wandlungen die Eiszeit in Anspruch nehmen, über deren Ausdehnung in Patagonien wir neuerdings durch Steinmann und Nordenskjöld eingehendere Berichte erhalten haben. Kein Wunder daher, wenn, um mit Philippi zu reden, in Chili der Übergang vom Tertiär zum Quartär sich nicht allmählich vollzogen hat, sondern im schroffen Wechsel. Dieser Zuzug von Süden hat aber die magellanische und chilenische Fauna in viel höherem Maße beeinflußt und umgestaltet als jene der argentinischen Küste, über die ich wichtige neue Daten beizubringen habe, welche die mancherlei irrigen Darstellungen Pfeffers zu berichtigen haben. Die La Platamündung ist, wie ich schon früher zeigte, keine zoogeographische Schranke, die Grenze zwischen der argentinisch-südbrasilianischen und der patagonischen Fauna liegt am Rio negro.

Eine mit dem hier erörterten Gegenstande innig verbundene Frage ist die nach der Existenz bipolarer Arten und Gattungen. Unter den Mollusken der magellanischen Provinz befinden sich folgende fünf, welche auch in arktischen Gebieten leben: *Saxicava arctica* L., *Lasea rubra* Mont.,

Puncturella noachina L., *Mytilus edulis* L., *Pecten vitreus* Ch., und bei Ausdehnung der Betrachtung auf andere antarktische Gebiete kämen noch hinzu: *Kellia suborbicularis* Mtg., *Scissurella crispata* Flem., *Natica groenlandica* Beck, *Dentalium entalis* L. Diese Aufzählung, die bezüglich weiter verbreiteter aber nicht eigentlich bipolarer Arten erheblich erweitert werden könnte, betrifft fast nur Arten von weiter, ja universaler Verbreitung. Man wird für viele derselben nicht zweifeln können, daß sie ihren Weg von Pol zu Pol durch die kalten Schichten der Tiefsee genommen haben. Um über den Umfang solcher mutmaßlicher Wanderungen mir gerade auch in bezug auf die magellanische Provinz klar zu werden, habe ich die Normansche Liste der im nordatlantischen Ozean in Tiefen unter 2000 m gefangenen Mollusken durchgesehen und gefunden, daß nur vier der magellanischen Fauna zukommende Arten auch in jener Liste von 202 Arten vorkommen, also nur 2 %. Es sind dies außer den schon oben angeführten beiden weitverbreiteten Arten von *Saxicava* und *Scissurella* noch *Kelliella miliaris* Phil. und *Puncturella noachina* L.

Es gibt daher keine eigentlich bipolaren Arten und fast dasselbe gilt von den Gattungen, wo selbst bei den wesentlich den hohen Breiten angehörigen meist auch einzelne Arten in der gemäßigten Zone oder in den Tropen angetroffen werden. Es gibt antarktische Genera, wie *Photinula*, *Struthiolaria*, *Modiolarca*, welche in der arktischen Zone keine Vertreter haben, und arktische, wie *Volutharpa*, *Buccinopsis*, *Lacuna*, *Moelleria*, *Cyprina*, *Mya* usw., welche im antarktischen Gebiete fehlen. Manche Gattungen, welche in der arktischen Region eine ganz hervorragende Rolle spielen, wie *Buccinum*, *Sipho*, *Margarita*, *Astarte*, *Cardium* sind antarktisch sehr schwach, oft nur mit einer bis zwei Arten vertreten. Manche Gattungen von weiter Verbreitung treten nur auf der nördlichen Halbkugel in die polare Zone ein (*Chenopus*, *Bulla*, *Anomia*), andere

in gleicher Weise nur auf der südlichen (*Monoceros, Bullia, Ranella, Marginella, Fissurella*). Man wird sich daher hüten müssen, die Analogie zwischen den beiden zirkumpolaren Faunen so zu überschätzen, wie es geschehen ist.

Auch in bezug auf die Erklärung der vorhandenen Analogien hat man vielfach gefehlt, indem man die Erscheinungen von einem einzigen Gesichtspunkte aus erklären wollte. In Wahrheit ist das ein kompliziertes Problem, für das nach Ortmann drei Erklärungswege in Betracht kommen: 1. Wanderung arktisch-litoraler Formen durch die Tiefsee nach der antarktischen Zone oder umgekehrt. 2. Allmähliche Anpassung einst weit verbreiteter Gattungen an die Lebensbedingungen in hohen Breiten. 3. Wanderungen längs der Küsten des pacifischen Amerika und des westlichen Afrika.

Die letztere Erklärung, gleichzeitig von Bouvier und Ortmann aufgestellt, steht im Widerstreit mit der Tatsache, daß längs der pacifischen Küste Amerikas ganz verschiedene Faunen einander ablösen und findet keine Stütze in dem, was wir über die pleistocänen Mollusken von Kalifornien und Chili wissen.

Diese ganzen Erörterungen sind in ein neues Stadium getreten durch die vorliegende Untersuchung, welche an Stelle der Hypothesen eine feste Grundlage setzt, für die historische Entwicklung der magellanischen Fauna. Diejenigen Forscher, welche sich mit der Verbreitung mariner Tiergruppen befassen, die in bezug auf paläontologisches Material ungünstiger gestellt sind als die Mollusken, werden nicht umhin können, die Resultate aufmerksam zu verfolgen, welche auf letzterem Gebiete errungen wurden.

Noch auf einen Punkt sei hingewiesen. Die Anwesenheit von Gattungen subtropischer Gebiete wie *Perna, Ficula, Scutella* usw., im patagonischen Tertiär läßt keinen Zweifel darüber, daß damals ein erheblich wärmeres Klima dort

herrschte, welches nach meiner Berechnung etwa einem Unterschiede von 20 Breitengraden entspricht. Daß auch in Navidad es ähnlich gewesen, beweisen die Vertreter der Gattungen *Conus, Mitra, Oliva, Terebra, Lucina, Avicula.*

Dieser Punkt ist wichtig, weil manche Geologen als Beweis für die Nathorstsche Theorie der tertiären Verschiebung der Pole auch das relativ kalte Klima von Chili angeführt haben, wie wir sehen, mit Unrecht. Zugleich bestätigen diese Ergebnisse die von mir wie Hutton, Ameghino u. a. vertretene Anschauung, wonach noch tertiär eine kontinentale antarktische Landmasse existierte, an die in wechselnder Folge die benachbarten Gebiete angeschlossen waren. Dafür sprechen auch pflanzengeographische und phytopaläontologische Beobachtungen, u. a. auch die Existenz tertiärer Koniferen auf den heute baumlosen Kergueleninseln und die Tatsache, daß die dort nachgewiesene fossile Art *Araucarioxylon schleinitzii* Göppert auch an der Magellanstraße aufgefunden wurde.

Elftes Kapitel.

Geschichte der neotropischen Region.

(Übersetzung von: The History of the Neotropical Region, Science 1900, p. 857—864.)

In Nr. 276 der Science vom April 1900 veröffentlichte Dr. Henry F. Osborn einen Artikel über die geologischen und faunistischen Beziehungen zwischen Europa und Amerika während der Tertiärperiode, auf den ich hier Beziehung nehmen möchte, da es für die Wissenschaft doch wohl von Vorteil sein dürfte, die verschiedenen Meinungen zu erörtern, zu denen uns unser Studium geführt hat.

Es ist seltsam, daß Herr Osborn von all den zahlreichen Abhandlungen, die von mir über die Geschichte der neo-

tropischen Fauna veröffentlicht worden sind, keine Kenntnis hat. Es scheint füglich notwendig, zuerst einmal über diese Abhandlungen und die neuen, in ihnen gemachten Entdeckungen und begründeten Ideen, einige Worte zu sagen. Indem ich mich hier nur auf diejenigen von meinen Publikationen beziehe, in welchen die geologischen und zoogeographischen Verhältnisse Südamerikas gründlich erörtert worden sind, nenne ich die folgenden:

1. „Die geographische Verbreitung der Flußmuscheln.“ Das Ausland, Stuttgart 1890, Nr. 48—49. Übersetzt: The Geographical Distribution of the Freshwater Mussels. The New Zealand Journal of Science, Vol. I, Dunedin 1891, p. 151—154.

2. „Über die Beziehungen der chilenischen und südbrasilianischen Süßwasserfauna.“ Verhandlungen des deutschen wissenschaftlichen Vereins zu Santiago, Vol. II, 1891, p. 143 bis 149.

3. „Über die alten Beziehungen zwischen Neu-Seeland und Südamerika.“ Das Ausland, Stuttgart 1891, Nr. 18. Übersetzt: On the ancient relations between New Zealand and South America. Transactions of the New Zealand Institute, Vol. XXIV, 1891, p. 431—445.

4. „Die Palaeo-Geographie Südamerikas.“ Das Ausland, Stuttgart 1893, Nr. 1—4.

5. „Revision der von Spix in Brasilien gesammelten Najaden.“ Archiv für Naturgeschichte, 1890, p. 117—170, Taf. IX.

6. „Najaden von S. Paulo und die geographische Verbreitung der Süßwasserfauna von Südamerika.“ Archiv für Naturgeschichte, 1893, p. 45—140, Taf. III—IV.

7. „Das neotropische Florengebiet und seine Geschichte.“ Englers Botanische Jahrbücher, Vol. XVII, 1893, p. 1—54.

8. „Die Ameisen von Rio Grande do Sul.“ Berliner entomologische Zeitschrift, Band 39, 1894, p. 321—446.

9. „Os Molluscos dos terrenos terciarios da Patagonia.“ Revista do Museu Paulista, Vol. II, 1898, p. 217—382, Pl. III—IX, mit Schlußwort in Englisch, p. 372—380.

Das Studium der Süßwasserfauna und besonders der Unioniden von Südamerika führte mich zu dem Resultate der Trennung zweier Subregionen, nämlich der „Archiplata“ und der „Archamazonia“. Erstere umfaßt Chili, Argentinien, Uruguay und Südbrasilien; die Archamazonia Mittel- und Nordbrasilien (Archibrasil), Guiana, Venezuela usw. (Archiguiana). Archiplata enthält zahlreiche Gattungen von Mollusken, Crustaceen usw., die Chili und dem La Plata-Gebiete gemeinsam sind, wie z. B. *Diplodon, Chilina, Parastacus, Aeglea* usw., einschließlich vieler Arten und selbst ihrer Parasiten (*Temnocephala*), welche beiderseits der Anden identisch sind. Es steht dies in scharfem Gegensatze zu der Archamazoniafauna insofern, als tropische Gattungen sich bis zum Rio La Plata und Rio Negro ausdehnen, welche in Chili und Peru vollständig fehlen. In Ecuador hingegen bilden die Kordilleren keine derartige zoogeographische Grenze, was sicherlich wohl seinen Grund in der Verschiedenheit der geologischen Geschichte der beiden Teile der Anden hat. So z. B. sind in Chili und in der ganzen Archiplata die vorherrschenden Dekapodenkrebse, die Parastaciden und Aegleiden, in Archamazonia aber die Potamoniden. Dr. Ortmann hat meinen Darlegungen gegenüber behauptet, daß wohl biologische Verschiedenheiten der wahre Grund sein dürften, weshalb die in die Archiplata eingedrungenen Potamoniden ausstarben, die Parastaciden aber gediehen. Die Beobachtungen, die aber von mir über die Biologie der Crustaceen gemacht worden sind, weisen die Unrichtigkeit dieser Behauptung zur Evidenz nach. In Nordargentinien,

Rio Grande do Sul und St. Catharina leben beide zusammen in den gleichen Gewässern, und während die Potamoniden Flüsse und Bäche vorziehen, wo sie zwischen Wasserpflanzen leben, wählt sich der *Parastacus* schlammiges Gebiet aus, wo er in die Erde sich einwühlen kann, während *Aeglea* in der Lebensweise mit den Potamoniden übereinstimmt.

Daß die Darlegung auf geographischem Gebiete liegt, wird auch durch die Tatsache erwiesen, daß Arten von Unioniden, Muteliden, Ampullariiden usw., welche im La Plata und im Rio Paraguay vorkommen, fast alle Amazonasarten sind. Überdies sind die faunistischen Beziehungen des Paranáflusses von denen des Paraguayflusses völlig verschieden. Diese zoogeographischen Tatsachen werden uns noch durch die Geologie bestätigt, welche uns das Vorkommen von *Diplodon*, *Chilina*, *Strophocheilus* usw., in der Entreriosformation nachweist, also von Gattungen, die doch die reine Archiplatafauna darstellen. Alles das weist darauf hin, daß die Einwanderung des Archamazoniaelementes in die Archiplata jüngeren Datums ist. Die Einwanderung des Archamazoniaelementes fand im Pliocän oder auch im Posttertiär statt, und es bildeten die Anden sowohl für die Süßwasserkrebse und Süßwassermuscheln als auch für die Fische, Schildkröten und Alligatoren ein unübersteigliches Hindernis.

Es ist augenscheinlich, daß die zwei faunistischen Elemente Südamerikas den geographischen Bezirken entsprechen, die während der größeren Hälfte der Tertiärzeit durch den Ozean getrennt wurden. Die Vermischung der beiden Elemente und besonders das Eindringen der bolivianischen Ameisen, Landschnecken usw. in Ostbrasilien ist keineswegs beendigt, sondern eine Tatsache, die wir noch heute beobachten. Es ist höchst wahrscheinlich, daß ganz dieselben Bedingungen, welche nicht nur für die Süßwasserfauna, sondern auch für die Landgastropoden von entscheidender Bedeutung sind, auch die Geschichte

der Säugetiere bestimmt haben, welche Brasilien nur in der Pliocänzeit erreicht haben.

Obgleich nun diese Folgerungen hinsichtlich der verschiedenen faunistischen Elemente der neotropischen Fauna, wenn man als Grundlage die zoogeographischen Arbeiten des Verfassers annimmt, vollkommen zutreffend zu sein scheinen, so gestaltet sich die Frage schwieriger und hypothetischer, wenn wir uns die alten Beziehungen zwischen Archiplata und Archamazonia zu den übrigen Bezirken der Erde vorstellen.

Die Verbindung der Archiplata mit einem großen antarktischen Kontinente während der Kreide- und Eocänformation nimmt man jetzt allgemein an, aber die geschichtlichen Tatsachen, die von Osborn über diesen Punkt gegeben werden, sind sehr unvollständig. Der erste, der diese Frage erörterte, war der bedeutende Botaniker Sir William Hooker, aber das Werk von Wallace und besonders seine Lehre von der Permanenz der großen Tiefen des Ozeans verzögerte die weitere Entwicklung. Erst 1883 schlugen Hutton für Neu-Seeland und 1890 der Schreiber dieses andere Wege ein und veröffentlichten neue Tatsachen zugunsten der Hookerschen Lehre, welche auch durch Fl. Ameghino bestätigt wurden.

Für eine ehemalige Verbindung zwischen Afrika und Archamazonia habe ich 1890 Beweise erbracht zugunsten eines mesozoischen „archiatlantischen Kontinentes“; welcher während des älteren Tertiäres bestand. Zuerst glaubte ich auf Grund einiger paläontologischer Tatsachen, welche von Schlosser mitgeteilt wurden, daß dieser Kontinent eocänen Säugetieren den Zugang von Südafrika nach Europa eröffnet habe, eine Ansicht, die jetzt von Ameghino und Osborn vertreten wird; 1893 aber änderte ich meine Meinung und stellte den Satz auf, daß plazentale Säugetiere weder in

Archamazonia noch im äthiopischen Afrika gelebt hätten. Den alten Kontinent, der Archamazonia mit Afrika verband, bezeichnete ich als atlantisch im Jahre 1890, eine Bezeichnung, die ich 1892 durch Helenis ersetzte und 1893 durch Archhelenis, in der Absicht, eine Verwechslung mit der Atlantis zu vermeiden, einen Namen, den Unger für eine Landbrücke vorschlug, die nach ihm Südeuropa und Zentralamerika verband.

Ich will hier nicht wiederholen, was ich an anderer Stelle über die innigen Beziehungen zwischen den Süßwasserfaunen Brasiliens und Guianas mit dem äquatorialen Afrika gesagt habe, sondern ich möchte nur einige Bemerkungen über die geographische Verbreitung der Süßwassermuscheln machen. Nordamerika stimmt in den Unioniden mit ihren hauptsächlichsten Vertretern, wie *Unio, Margaritana* und *Anodonta* mit Eurasien überein. Das archiplatische Element von Südamerika wird nur durch das Genus *Diplodon,* welches in der holarktischen Region keine Vertreter hat, gebildet, eine Gattung, die sich in Neu-Seeland und in Australien vorfindet. Die zahlreichen angeblichen Gattungen von *Unio,* die man von Nordamerika kennt, stimmen alle in der charakteristischen Skulptur der Wirbel überein, die bei *Diplodon* ganz verschieden ist. Ich betrachte daher *Diplodon* als Genus und die nordamerikanischen Sektionen von *Unio* nur als Subgenera. In der archhelenischen Region haben wir Vertreter von Unioniden, welche mit *Diplodon* näher verwandt sind, als mit *Unio,* keine *Anodontas,* aber zahlreiche Vertreter der Muteliden. Die südamerikanischen „*Anodonta*" gehören alle zu *Glabaris,* einem Genus der Muteliden, welches mit *Spatha* von Afrika verwandt ist.

Wenn wir die geologische Geschichte betrachten, so können wir die gegenwärtigen nordamerikanischen Unioniden in diesem Lande bis in die Juraperiode hinein verfolgen,

und was wir von den fossilen Muscheln Neu-Seelands und der Archiplata kennen, sind nur Unioniden aus der Gattung *Diplodon*. Andererseits zeigen uns Kreideablagerungen von Bahia Vertreter von *Glabaris* und *Mycetopoda*. Die tatsächlichen Bedingungen für die Verbreitung waren daher schon in der mesozoischen Periode geschaffen, und für die enge Beziehung zwischen den Süßwasserfaunen des tropischen Afrika und Südamerika kann daher keine andere Erklärung gegeben werden, als die Annahme einer ehemaligen Landbrücke; wenn man annehmen wollte, diese Faunen wären nur die Überreste einer ehemaligen kosmopolitischen tropischen Fauna, so müßte der paläontologische Befund ein ganz anderer sein.

Hinsichtlich der geologischen Verbreitung der Säugetiere Südamerikas gehen die Ansichten der betreffenden Autoren sehr auseinander. Über einen Punkt indessen kann kein Zweifel sein, nämlich über den Austausch von nord- und südamerikanischen Typen in der Pliocänzeit. Nordamerikanische Zoologen müssen entscheiden, ob dieser wechselseitige Austausch am Schlusse der Miocänzeit oder erst im Pliocän begann. Wir dürfen daher die argentinische Araukanformation als pliocän betrachten, in welcher die nördlichen Artiodaktylen und andere nordamerikanische Einwanderer zuerst erscheinen; die Entreriosformation, die neotropische Formen enthält, muß dann als Miocän angesehen werden. Diese Formation wurde von Fl. Ameghino 1889 für eocän, 1898 für oligocän, und von dem Verfasser 1898 für miocän gehalten. Für die Ansicht von Ameghino spricht das Ergebnis der Studie von G. Alessandri über die fossilen Selachierzähne von Entrerios, die er für eocän hält. Herr A. Smith-Woodward, dem ich das bezügliche Material unseres Museums schickte, schreibt mir: „Ich bin der Ansicht, daß die Formation nicht älter sein kann als miocän, wahrscheinlich ist sie pliocän.“ Ich habe darauf aufmerksam

gemacht, daß in den Entreriosschichten sich *Monophora darwini* vorfindet, eine Scutellide mit durchbrochener Scheibe, welche auch in der entsprechenden Formation der nördlichen Küste von Patagonien gemein ist. Scutelliden mit durchbrochener Scheibe kennen wir nicht früher als aus dem Miocän. Andererseits sind die Mollusken dieser Formation größtenteils ausgestorbene Arten, und ich kann erstere daher nicht für pliocän halten.

Zittel hat in seinem Handbuch die Beziehungen zwischen den beiden amerikanischen Säugetierfaunen trefflich dargelegt. Indessen bin ich geneigt zu glauben, und in diesem Punkte stehe ich im Gegensatze zu seiner und Ameghinos Ansicht, daß das Genus *Didelphys*[1]) in Südamerika als ein Glied der nordamerikanischen Einwanderung auftritt. Wenn dieses Genus von den patagonischen Mikrobiotheriiden abstammt, wie Ameghino vermutet, so mag es in der jüngeren Eocänzeit von Patagonien und der Archinotis seinen Ausgang genommen haben, und nachdem es Europa in der Eocän- und Nordamerika in der Miocänperiode erreicht hat, sich im Pliocän nach Südamerika gewandt haben. Wenn Ameghino Recht hat, stammen die *Proboscidia* von den Pyrotheriiden des patagonischen Eocänes ab und kehrten nach ihrem Erscheinen in Europa und Nordamerika während der Pliocänzeit nach Argentinien zurück in der Form des *Mastodon*.

Wenn diese Wanderung eine verhältnismäßig feststehende Tatsache ist, so ist es dagegen ganz fraglich, auf welche Weise Patagonien seine reiche Säugetierfauna in der Laramieperiode (resp. zur Zeit der oberen Kreide) erhielt. Florentino Ameghino führt aus, daß dies auf dem Wege einer Landbrücke geschehen sein muß, welche die beiden Amerikas zum Beginne der Tertiärzeit verband. Über diesen Punkt

---

[1]) Infolge der neueren Literatur bin ich jetzt geneigt, zu glauben, daß doch Ameghino in diesem Punkte im Recht ist. April 1907.

hat zwischen Ameghino und dem Verfasser in der Revista Argentina de Historia Natural, Bd. I. Buenos Aires 1891, p. 122 ff. und 281 ff., eine Erörterung stattgefunden, in welcher ich diese Annahme bekämpft habe. Die Süßwasserfaunen beider Amerikas, wie ich schon gezeigt habe, sind so vollständig verschieden, daß nur eine lange und absolute Trennung diese Tatsache erklären kann; die geologische Geschichte, sowohl von Nord-, als von Südamerika weist auf eine gewaltige Entwicklung des Ozeans in der Kreidezeit hin, der die beiden Amerikas trennte, und auch in der Tertiärzeit das nordamerikanische Gebiet nur langsam anwachsen ließ. Diese angebliche ursprüngliche Verbindung der beiden Amerikas wird keineswegs durch Tatsachen gestützt, sondern ist einzig und allein auf die vorherrschenden falschen Vorstellungen von der Geschichte des austral-asiatischen Gebietes gegründet. Die eocänen Säugetiere von Patagonien und Nordamerika bestätigen diese Vermutung gewiß nicht. Die eocänen Faunen von Reims und Puerco entsprechen, obwohl diese Örtlichkeiten weiter voneinander entfernt sind, als Nord- von Südamerika, einander genau, aber die Säugetierfaunen von Patagonien und Nordamerika aus der frühesten Tertiärperiode sind vollständig verschieden voneinander. Wir finden nichts von *Toxodontia*, den Pyrotheriiden, und den echten Edentaten in Nordamerika, und nichts von *Artiodactyla, Perissodactyla, Amblypoda* in Patagonien. Die Ordnungen und Familien, die in Patagonien und Nordamerika vertreten sind, mögen solche sein, die über den ganzen Bezirk verbreitet waren, der von plazentalen Säugetieren in der Laramieperiode eingenommen wurde.

Die dritte Wanderstraße wurde nach Ameghino und Osborn durch die Landmassen bestimmt, welche Brasilien und Afrika verbanden. In meinen Abhandlungen und besonders in meiner Erörterung mit Ameghino habe ich die Wichtigkeit dieser eocänen Landbrücke anerkannt, aber ich

konnte nicht glauben, daß sie zur Verbreitung von Säugetieren gedient hat, da ich der Ansicht bin, daß Archamazonia in der größeren Hälfte der Tertiärzeit durch den Ozean von Archiplata getrennt war. In diesem Falle hat Brasilien nur in der Pliocänzeit Säugetiere bekommen, als die Verbindung mit Afrika schon lange unterbrochen war. Ich habe Ameghinos und Osborns Gedankengänge geprüft, um die Tatsachen, die ihre Meinungen beweisen sollen, bestätigen zu können, aber sie scheinen mir sehr unzureichend. Osborn bezieht sich auf die Gattungen *Manis* und *Orycteropus* der äthiopischen Region, die auf antarktischem Wege von Südamerika aus Eingang gefunden hätten. Es muß indessen bemerkt werden, daß die Edentaten der alten Welt sich auch in Asien vorfinden, und daß sie zu den *Nomarthra* gehören, während alle patagonischen Vertreter *Xenarthra* sind. Beide mögen von einem gemeinsamen austral-asiatischen Vorfahren stammen, denn wenn die südafrikanischen Edentaten von der patagonischen eocänen Fauna herrührten, würden sie *Xenarthra* sein. Das Genus *Orycteropus* findet sich auch im Miocän von Samos, und dürfte aus seiner indoaustralischen Heimat sowohl nach Samos, als nach Afrika eingewandert sein. Es mag hier noch bemerkt werden, daß ich schon dargetan habe, daß die Klaue der Dasypodiden sich zur Form eines Hufes entwickelt, und es ist unrichtig, die *Xenarthra* mit den *Unguiculata* zu vereinigen, da sie *Ungulata* sind. *Proboscidea* und *Hyracoidea* sind überhaupt keine patagonischen Säugetiere, obgleich in der patagonischen Laramie- und Pyrotheriumfauna die Pyrotheriiden und Archaeohyraciden Beziehungen zu den oben erwähnten lebenden Familien aufweisen. Der Fall liegt hier ebenso, wie bei dem einzigen patagonischen Insektenfresser, dem Genus *Necrolestes*, das etwa mit den Chrysochloriden von Südafrika zu vergleichen wäre. Augenscheinlich sind die wenigen Vertreter der Insektenfresser aus dem

patagonischen Eocän, die Prosimien und Hyracoideen isoliert stehende Glieder von Gruppen, welche in anderen Gebieten, die damals mit Patagonien in Verbindung standen, wohl vertreten waren. So steht es mit *Chrysochloris*, als Beweis für patagonisch-südafrikanische Wanderung, nicht besser, als mit der Hypothese der Landbrücke, die die Antillen mit Madagaskar verbunden haben sollte, die einzigen Orte, wo heutzutage Vertreter des Genus *Centetes* gefunden werden, welches sich, wie Wallace versichert, auch im europäischen Tertiär vorfindet.

Die nahen Beziehungen der Süßwasserfaunen Afrikas und Brasiliens und die gewaltigen Unterschiede, welche zwischen den Süßwasserfaunen von Archamazonia und Archiplata bestehen, beweisen, daß beide Gebiete während der größeren Hälfte der Tertiärzeit vollkommen ebenso getrennt waren, wie die beiden Amerikas. In diesem Falle dürfte die patagonische Säugetierfauna Ecuador oder Kolumbien anläßlich der Hebung der Anden erreicht haben, aber nicht Brasilien, und sowohl Brasilien wie die äthiopische Region dürften während der Eocänzeit ohne Säugetiere, und besonders ohne placentale Säugetiere, gewesen sein. Als gegen Schluß der Eocänzeit diese Landbrücke versank, bestanden bereits viele Typen, welche sich bis auf unsere Zeit erhalten haben, und so finden wir an den zentralamerikanischen und brasilianischen Küsten dieselben Arten von Mangroven und mit ihnen zahlreiche identische Formen von Crustaceen, Mollusken usw.; auch die Verbreitung von *Manatus* muß hier angeführt werden.

Wir wenden uns nun den Beziehungen Südamerikas mit Australien und Neu-Seeland zu. Die Gesichtspunkte, die Hutton und der Verfasser über diesen Gegenstand aufgestellt haben, scheinen allgemein anerkannt zu werden und es liegt daher kein Grund vor, die Frage hier weiter zu er-

örtern. Ich möchte indessen bemerken, daß nicht nur die Süßwasserfauna den Beweis für das Bestehen einer antarktischen Landbrücke zwischen Australien, Neu-Seeland und Patagonien liefert, sondern auch andere zoologische sowohl als botanische und paläontologische Tatsachen. Osborn sagt nur, daß diese Wanderung die Verbindungskette mit Australien herstellte, indem sie sowohl polyprotodonte als auch diprotodonte Marsupialen ins Land brachte. Ameghino (Censo, p. 250) sagt, daß auf diesem ausgedehnten antarktischen Bezirke die Säugetierfauna der Kreidezeit sich ausbreitete, die er beschrieben hat. Ein anderer Schluß ist logisch wohl nicht möglich, und wir können nicht zweifeln, daß die eocäne Fauna des australischen Gebietes, obwohl sie heute noch keineswegs bekannt ist, der von Patagonien sehr analog und zum Teil mit ihr identisch gewesen sein muß.

Die verschiedenen Entwickelungszentren (adaptive radiations) der Ordnungen und Familien, haben den lebenden Faunen Australiens und Patagoniens ein sehr verschiedenes Aussehen gegeben; so sind in Australien nur Monotrematen und Marsupialen, in Patagonien hauptsächlich hystricomorphe Nager und Edentaten übrig geblieben. Die gegenwärtige Fauna von Australien, Neu-Guinea und andere Nachbarinseln haben durch die miocäne Einwanderung einige placentale Einwanderer bekommen, wie *Canis* und *Uromys* in Australien, *Sus* und *Uromys* auf Neu-Guinea, und andere Genera auf den Molluken. Dies beweist, daß Australien und Neu-Guinea, wenigstens während der Miocänzeit mit Asien noch ebenso verbunden waren, wie in den vorhergehenden Perioden. Es bestand also im älteren Tertiär eine zusammenhängende Landmasse von Patagonien über Australien und Asien nach Europa und Nordamerika. Dieses gewaltige Gebiet, meine Eurygaea, war das Geburtsland der placentalen Säugetiere.

Die Stenogaea (oder Archhelenis) erstreckte sich vom tropischen Südamerika bis nach Afrika, Madagaskar und Bengalen und war in der Eocänzeit ohne Säugetiere.

Es ist gewiß, daß wir heutzutage noch keine Kenntnis von den eocänen Säugetieren Australiens, Brasiliens und Afrikas haben, aber aus den Tatsachen, die wir gegeben haben, ist es ersichtlich, daß höchstwahrscheinlich künftige Entdeckungen bestätigen dürften, was wir erwarten.

Paleophytische Studien haben den Beweis geliefert, welch große Ähnlichkeit zwischen der Kreideflora Nordamerikas und Eurasiens besteht. Nach Fr. Kurtz erscheint dieselbe Flora auch in St. Cruz, Patagonien bei Cerro Guido (Revista Museu La Plata, Vol. X., 1899, p. 43ff.). Auf Grund der oben gegebenen Tatsachen kann diese Flora Patagonien von Nordamerika aus nicht erreicht haben, da die beiden Amerikas damals getrennt waren und ein südamerikanischer Kontinent noch nicht bestand. Wir können also unmöglich glauben, daß eine durch die Anden gebildete Landbrücke für die Wanderung gedient habe, da diese damals noch nicht bestanden haben, wie die marinen Kreidelager der Anden beweisen. Es muß also damals eine Verbindung zwischen dem antarktischen Kreidekontinent, der Archinotis des Verfassers und Asien existiert haben. Es mag noch bemerkt werden, daß das Genus *Quercus* in den Kreidelagern von Patagonien sowohl als von Australien vertreten war, wo es sich heutzutage nicht mehr vorfindet. Was in Australien und Patagonien für *Quercus* und andere Genera gilt und was in Patagonien hinsichtlich der Säugetiere beobachtet wird, mag auch in Australien bei den früheren placentalen Säugetieren zutreffen. Ferner muß man sich erinnern, daß Australien sowohl wie auch Südamerika, die durch die Vereinigung von verschiedenen Teilen sich entwickelt haben, jedes seine Geschichte für sich hat.

Ich möchte hier noch einmal eine Tatsache berühren, die sich auf die Süßwasserfauna bezieht: nämlich die Verbreitung der cyprinoiden Fische. Diese holarktischen Fische erreichten Australien, daß durch das Meer schon isoliert war, nicht, sondern wanderten nach Afrika und Madagaskar ein. Lemuria muß also mit Asien noch in Verbindung gestanden haben, als Australien schon isoliert war. So bietet uns Afrika dieselbe Vermischung von eingeborenen Elementen und neogenen Einwanderern, wie Argentinien und Südbrasilien, infolge des Eindringens von archamazonischen Einwanderern.

Wäre dieses Eindringen in der eocänen Periode erfolgt, so würden die Cypriniden Brasilien erreicht haben; wenn man aber annimmt, sie sei pliocän, so würden diese Fische Madagaskar nicht erreicht haben. Wahrscheinlich empfing Afrika seine placentalen Einwanderer zu eben derselben Zeit, als die Einwanderung der Cypriniden in Afrika Platz griff, was eines der merkwürdigsten Ereignisse in der Zoogeographie darstellt.

Wir haben keinerlei Kenntnis der Säugetiere aus der Kreide- und Eocänzeit von Brasilien, Guiana, Afrika und Australien; eine vollständige Geschichte der Säugetiere auf Grund eines unvollständigen Materials hin aber zu geben, ist nicht wohl möglich. Doch es wird durch Kombination der bekannten Tatsachen wahrscheinlich, daß während der Kreide- und Eocänzeit die Archhelenis oder Stenogaea keine plazentalen Säugetiere besaß, und daß ihr Ursprung in der Eurygaea zu suchen ist.

Was nun die Benennungen anbetrifft, die durch Blandford, Lyddecker und den Verfasser angewandt worden sind, so ist zu sagen, daß es die Absicht der beiden ersten Autoren war, jetzt bestehenden zoogeograpischen Gebieten Namen beizulegen, während die von mir eingeführten Namen sich auf

von mir vermutete, ehemalige zoogeographische und geographische Regionen beziehen. Die beiden Kontinente der Kreidezeit Eurygaea und Stenogaea mögen während eines Teiles der Eocänzeit bestanden haben und dann zerstückelt worden sein. Von der Stenogaea oder Archhelenis wurde erst Bengalen und dann Madagaskar abgetrennt, während Archamazonia, nachdem die Verbindung mit Afrika unterbrochen worden war, aus Archiguiana und Archibrasilien bestand. Eurygaea teilte sich 1. in Archiboreas, welches dem gegenwärtigen holarktischen Gebiete entspricht, und 2. in Archinotis, von welchem sich in der Eocänzeit Archiplata abtrennte.

Die Vergleichung der Verbreitung der Säugetiere mit derjenigen der Süßwasserfauna weist uns besonders auf die Verschiedenheit der geograpischen Bedingungen hin, welche hierbei maßgebend gewesen sein müssen. Während die Verbreitung der lebenden Säugetier-Typen das Ergebnis von geographischen Veränderungen in der Tertiärzeit ist, weisen die grundlegenden Tatsachen für die Verbreitung der Süßwasserfauna auf die mesozoische Periode hin. In der Süßwasserfauna von Chili hat sich ein solches Überbleibsel aus der Kreidefauna in fast unverändertem Zustande erhalten, und selbst die Verbindung der beiden Amerikas hat die Süßwasserfauna Südamerikas keineswegs verändert. Andererseits sind Vertreter der archamazonischen Fauna bei den geographischen Veränderungen Zentralamerikas und der Antillen in die südlichen Teile der nearktischen Region eingewandert. So finden wir am Rio Usumacinta in Mexiko neben Cypriniden und Chromiden auch Characiniden und Lepidosteus, und fernerhin Arten von *Glabaris*, neben solchen von nördlichen Unioniden und Anodontas. Ein weiterer Unterschied in der Verbreitung von Säugetieren und Süßwassermuscheln ist folgender. Die ersten wandern auf den Landbrücken in zwei Rich-

tungen, die Süßwasserfauna gewöhnlich aber nur in einer, je nachdem ihr hierzu durch die Strömungen Gelegenheit gegeben wurde. So kommt es, daß, obwohl in Afrika eine Einwanderung von Cyprinidenfischen stattfand, doch keine entsprechende Auswanderung von äthiopischen Typen erfolgte. Etwas Ähnliches ist das plötzliche Erscheinen von äthiopischen faunistischen Elementen in dem Niltale, was, wie durch paläontologische Tatsachen erwiesen worden ist, nur am Schlusse des Pleistocänes geschehen sein kann. Während die Verbindung der beiden Amerikas im Pliocän genügte, um die Verbreitung der Säugetiere in einer Weise zu modifizieren, daß es ohne paläontologische Forschungen unmöglich sein würde, den Ursprung der verschiedenen faunistischen Elemente wiederzuerkennen, haben die Süßwasserfaunen allen Veränderungen in der Gestaltung des Kontinentes widerstanden, fast ohne sich zu modifizieren.

Die Süßwasserfauna ist also nicht nur älter, sondern auch viel konservativer, als die Verbreitung der Säugetiere. Eines der schlagendsten Beispiele hierfür bietet uns die Geschichte von Afrika. Während die charakteristischen Säugetiere neogene Einwanderer sind, und Lydekker infolgedessen ganz korrekt handelt, wenn er Afrika nur als ein Anhängsel der holarktischen Region ansieht, und seine Arctogaea aufstellt, ist Afrika hinsichtlich der Süßwasserfauna ein Teil von Südamerika, und hat nur durch die neogene Einwanderung der Cypriniden einige Umänderungen erfahren. Wenn man also die Säugetiere betrachtet, gehört Afrika zur Arctogaea, mit Rücksicht aber auf seine Süßwasserfauna zur archhelenischen Region.

Dieses Beispiel lehrt wie verkehrt es ist, wenn man, wie es gegenwärtig geschieht, die Konstruktion von zoogeographischen Gebieten und Karten in ein System zwängen will. Wir können wohl Karten für die verschiedenen Klassen

und Ordnungen zusammenstellen, aber nicht für das gesamte Tierreich überhaupt, weil die geologische Geschichte der verschiedenen Gruppen eben eine ganz verschiedene ist. Wenn Osborn sagt, es sei für uns noch eine ungelöste Frage, „wie wir die gegenwärtige Verbreitung mit der der Vergangenheit in Zusammenhang zu bringen haben", so sagt er hiermit nur, was bei Wallace und Engler in ihren hervorragenden Werken über Zoogeographie und Phytogeographie der leitende Gedanke gewesen ist; wenn er aber des weiteren sagt: „und wie man ein System aufstellen könne, welches mit den beiden obigen Tatsachen in Einklang stände", so legt er uns hiermit tatsächlich eine Frage vor, die ebenso widersinnig sein würde als die Herstellung von Beschreibungen und Abbildungen, die sich gleichzeitig auf Ei, Larve, Puppe und imago selbst beziehen. Die Werke über Zoogeographie sind fast ausschließlich Erörterungen über die Verbreitung von Säugetieren und Vögeln, und die wenigen Worte, die den anderen Klassen gelten, sind nur schmückendes Beiwerk. Eine falsche Methode kann aber keine allgemein gültigen Resultate ergeben. Für die Erforschung der zoogeographischen Beziehungen und Gebiete zum Beginne der Tertiärzeit und der vorausgehenden mesozoischen Epoche ist es aber nötig, die alten Klassen zu studieren und in den Bereich der Diskussion zu ziehen, und, wie ich schon vor zehn Jahren betont habe, besonders die Süßwasserfauna.

Zwölftes Kapitel.

Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeographischen Forschung.

(Zoologischer Anzeiger, Bd. XXVI, Nr. 686, 1902, p. 42—51.)

Die neotropische Region galt den älteren Zoogeographen als eine der natürlichsten und einheitlichsten Regionen. Diese

Schule nahm den amerikanischen Kontinent als gegebene Größe hin und ließ dementsprechend keine anderen Beziehungen desselben zu anderen Kontinenten gelten als die bekannten arktischen. Diese Auffassung führte zu völlig verkehrten, mit den Tatsachen der Paläontologie in Widerspruch stehenden Schlußfolgerungen.

Gegen diese Auffassung machte ich seit 1889 Opposition auf Grund der Tatsachen, welche sich aus dem Studium der Süßwasserfauna und ihrer räumlichen und zeitlichen Verbreitung ergeben. Diese Untersuchungen, in Verbindung mit jenen von Florentino Ameghino über die Herkunft der patagonischen Säugetiere, haben die Grundlage geschaffen für die heute gültigen Anschauungen. Wir wissen jetzt, daß der amerikanische Kontinent als solcher erst seit dem Pliocän besteht und daß die Geschichte der einzelnen Komponenten eine ganz verschiedenartige war. Wenn wir von den auf Südamerika selbst bezüglichen Veränderungen absehen, so bleibt als wichtigste Tatsache die Verbindung der beiden Amerikas zu nennen, welche in der letzten Hälfte der Miocänformation zustande kam. Von allen anderen Momenten abgesehen, haben wir daher in der neotropischen Fauna die alteinheimischen oder autochthonen Elemente von jenen zu unterscheiden, die fremden Ursprungs oder heterochthon sind, d. h. erst pliocän aus Nordamerika nach Südamerika einwanderten.

Während für die Vögel und Reptilien das bezügliche Material noch viel zu unvollständig ist, um sichere Folgerungen zuzulassen, steht dies bei den Säugetieren weit günstiger, so daß die allgemeinen Resultate der Forschungen Ameghinos bereits gut bekannt und z. B. in dem trefflichen Handbuche der Paläontologie von K. von Zittel sorgfältig berücksichtigt sind.

Es schien mir nun von besonderem Interesse, die Frage aufzuwerfen und zu studieren, ob die verschiedenartigen

beiden Gruppen von Säugetieren, auf die ich hinwies, in bezug auf ihre Eingeweidewürmer konstante und charakteristische Unterschiede aufwiesen.

In dieser Hinsicht wird es zum Verständnis des folgenden nötig sein, einige Betrachtungen allgemeiner Art vorauszuschicken. Naturgemäß ist uns jeder Einblick in die paläontologische Entwicklung der parasitisch lebenden Würmer verschlossen; doch bietet immerhin die Entwicklungsstufe der einzelnen Familien, der Grad der Degenerierung und ihr Verhältnis zu den Wirtstieren einigen Anhalt zur Beurteilung der Fragen. Die Entstehung von Eingeweidewürmern aus frei lebenden Würmern wird man sich offenbar wesentlich auf zweierlei Art vorstellen können: einmal durch die Umwandlung von Ektoparasiten in Entoparasiten und sodann durch die Angewöhnung von zufällig mit der Nahrung in den Darmkanal der Wirtes gelangten Würmern an die neue Umgebung.

In ersterer Hinsicht bietet uns die neotropische Fauna einen interessanten Beleg in den durch Brauns Abhandlung gut bekannt gewordenen Arten der Gattung *Clinostomum*, welche teils im Rachen, teils aber auch schon in der Speiseröhre von Reihern und verwandten Vögeln leben. Bezüglich des zweiten Vorganges scheinen Belege für derartige noch jetzt erfolgende Einwanderungen kaum vorzuliegen.

Es würde sich in dieser Hinsicht wesentlich nur um Nematoden und Trematoden handeln können, während für die Acanthocephalen und Cestoden frei oder ektoparasitisch lebende Stammformen überhaupt in der heutigen Fauna nicht nachweisbar sind. Diese Gruppen sind es auch, welche durch den Verlust des Darmkanales die höchstgradige Anpassung an die Besonderheiten des Parasitismus bekunden und welche wir daher auch als besonders alte, jedenfalls schon aus der mesozoischen Fauna übernommene Gruppen anzusehen haben.

Damit steht in Einklang die weite geographische Verbreitung, welche uns nicht darüber in Zweifel läßt, daß schon die alttertiären Stammformen der plazentalen Säugetiere mit Vertretern der wesentlichsten heute bekannten Gattungen von Helminthen ausgerüstet waren.

Diese Verhältnisse und die Beibehaltung von Eingeweidewürmern während weitgehender Wanderungen und unter wesentlich veränderten geographischen und klimatischen Verhältnissen werden es uns nicht wunderbar erscheinen lassen, wenn die autochthonen Säugetiere Südamerikas wesentlich dieselben Typen von Helminthen aufweisen, wie jene anderer Regionen der Erde. Zu einer Ausbildung von charakteristischen, neuen Typen von Helminthen ist es in der Tertiärzeit, wenigstens in Südamerika, nicht gekommen, so daß wir immer wieder auf die schon angedeutete Folgerung hingewiesen werden, wonach die Helminthen der Wirbeltiere im großen und ganzen als eine alte Gruppe des Tierreiches anzusehen sind.

Andererseits aber ist es einleuchtend, daß eine so lange und komplette Isolierung, wie sie die Säuger Südamerikas in der Tertiärepoche durchzumachen hatten, nicht ohne Einfluß bleiben konnte auch auf die spezifische Ausgestaltung ihrer Parasiten. Wir werden also, wenn die hier vorgetragene Auffassung richtig ist, bei den autochthonen Säugetieren Südamerikas Helminthenarten vorfinden, welche ihnen eigentümlich sind, während wir bei den heterochthonen neben anderen auch solche Parasiten anzutreffen werden erwarten können, welche noch jetzt bei den Säugetieren der holarktischen Region vorkommen. Die folgenden Darlegungen werden dartun, daß die bisher beobachteten Tatsachen genau den erörterten Voraussetzungen entsprechen.

Um diese Frage zu prüfen, habe ich insbesondere die Verbreitungsverhältnisse der Acanthocephalen studiert. Be-

sondere Umstände veranlaßten mich hierzu, namentlich die Untersuchung einer neuen, im Magen des Jaguars lebenden Art, deren Diagnose[1]) ich beifüge.

Bei den in Brasilien lebenden Säugetieren sind bis jetzt folgende Arten von *Echinorhynchus* beobachtet worden:

A. Autochthone Säugetiere:

Gigantorhynchus echinodiscus Diesing in *Myrmecophaga* u. a. *Myrmecophagidae.*
Echinorhynchus novellae Parona in *Artibeus.*
" *elegans* Diesing in *Chrysothrix*, *Hapale* u. *Midas.*
" *spirula* Olfers in *Cebus*, *Midas* und *Nasua.*
" *microcephalus* Rud. in *Didelphys* und *Caluromys.*

B. Heterochthone Säugetiere:

Echinorhynchus gigas Göze in *Tayassu* und *Sus.*
" *campanulatus* Diesing in *Felis.*

---

[1]) *Echinorhynchus onzicola* n. sp.

E. corpore crassiusculo, laevi, subconico, antice latiore; collo angusto, annuliformi; proboscide cylindrica, octoseriatim uncinata. Longitud. 12 mm, lat. max. 4 mm Habit. in ventriculo *Felis onzae* L.

Diese Art ist auffallend durch ihre kurze, gedrungene Gestalt und durch das verbreiterte Vorderende, während das Hinterende verjüngt ist. Der kurze, glatte Hals, der weit schmäler ist als das Vorderende des Körpers, umgibt ringförmig die Basis des Rüssels. Der Körper ist glatt, unbewehrt, der Rüssel hat die Haken in acht Längsreihen angeordnet. Die Exemplare wurden gefunden im März 1901 in Bahurú, Staat S. Paulo, im Magen von *Felis onza* L., wo sie in großer Anzahl in der Magenwandung festsitzen. Löst man ein Exemplar ab, so gewahrt man einen kreisförmigen Eindruck, in dessen Zentrum eine tiefe Grube die Einsenkung des Rüssels anzeigt. Die Form des Körpers und die Zahl der Hakenreihen des Rüssels unterscheidet die Art sicher von *E. campanulatus* Dies., welche im Darme des Jaguars und anderer amerikanischer Katzenarten lebt.

Als neue Wirtstiere seien hier noch angeführt für *E. reticulatus:* *Porzana albicollis* Vieill. und für *E. inscriptus: Turdus flavipes* Licht., nach Beobachtungen in S. Paulo.

Echinorhynchus pardi Huxley in *Felis*.
„ *onzicola* Ih. in *Felis*.
„ *moniliformis* Bremser in *Mus*.

Bei den Vögeln ist es weniger leicht, in gleicher Weise die einheimischen und eingewanderten Typen zu unterscheiden, ich gebe daher nur mit Reserve die folgende Übersicht.

A. Autochthone Vögel:

Gigantorhynchus spira Dies. in *Gypagus* und *Cathartes*.
„ *taenioides* Dies. in *Cariama*.
Echinorhynchus vaginatus Dies. in *Pteroglossus*, *Rhamphastus*, *Rupicola*.
„ *reticulatus* Westr. in *Limnopardalis* u. *Porzana*.
„ *galbulae* Westr. in *Galbula*.
„ *dendrocopi* Westr. in *Xyphocolaptes*.
„ *tanagrae* Rud. in *Tanagra*.
„ *orioli* Rud. in *Ostinops*.

B. Heterochtone Vögel.

Echinorhynchus inscriptus in *Turdus*.
„ *striatus* Göze in *Ardea*, *Tantalus*, *Platalea* u. *Ceryle*.
„ *sphaerocephalus* Brems. in *Larus*.
„ *emberizae* Rud. in *Zonotrichia* u. *Pseudochloris*.
„ *lagenaeformis* Westr. in *Urubitinga*, *Busarellus* u. a. *Accipitres*.
„ *candatus* Zed. in *Polyborus*, *Accipiter* u. a. *Accipitres*.
„ *tumidulus* Rud. in *Crotophaga* und *Coccyzus*.
„ *oligacanthoides* Rud. in *Busarellus* u. *Harpagus*.

Aus Reptilien kennt man aus Südamerika 3 Arten von *Echinorhynchus*, *E. megacephalus* Westr., *oligacanthoides* Rud. und *rhopalorhynchus* Dies., aus Amphibien nur *E. lutzi* Hamann, aus *Bufo*.

Aus Süßwasserfischen *E. macrorhynchus* Dies. aus *Arapaima* und *E. arcuatus* Dies. aus *Macrodon*.

Bezüglich der Wirtstiere sei hier bemerkt, daß in dem Werke von Diesing eine Anzahl schwer zu ermittelnder Artnamen enthalten sind, welche auch in das Kompendium der Helminthologie von O. von Linstow übergegangen sind. Die beiden von letzterem angeführten Arten von *Dicholophus* beziehen sich auf *Cariama cristata* L., *Turdus humilis* Licht. ist ein Museumsname für *T. albiventris* Spix. Unmöglich war es mir, zu ermitteln, was unter *Felis mellivora* Ill. gemeint ist, sowie mit *Pantherophis ceae* Natterer[1]). Im allgemeinen besteht zwar eine große Ähnlichkeit zwischen den Acanthocephalen der neotropischen und der übrigen Regionen, aber die erstere hat doch einen eigentümlichen Charakterzug im Besitze der *Gigantorhynchidae*, und die drei bis jetzt bekannten Arten sind auf autochthone Wirtstiere Südamerikas beschränkt. Ich fasse hierbei diese Familie in der von Hamann begründeten Weise auf und lehne es ab, dieselbe durch Aufnahme von *Echinorhynchus gigas* und *moniliformis* zu einer wenig natürlichen umzugestalten.

Die Süßwasserfische Südamerikas haben nicht nur bezüglich der Acanthocephalen, sondern überhaupt bezüglich ihrer Helminthen charakteristische Arten. Auch die amerikanischen Alligatoren haben keine Art von Parasiten mit den Krokodilen der alten Welt gemeinsam. Etwas anders steht es mit den Batrachiern, bei welchen in der Pliocänzeit die Verhältnisse mächtig umgestaltet wurden durch die riesige Einwanderung von holarktischen Vertretern von *Bufo*, *Hyla* und verwandten Gattungen, welche die ihnen eigenen Para-

[1]) Nach Mitteilung des Herrn Dr. von Marenzeller ist *Felis mellivora* Ill. = *Felis jaguarondi* Lacep. und *Pantherophis ceae* Fitzgr. = *Drymobius bifossatus* (Radde) Blgr. M. Braun.

siten auch auf die mit ihnen zusammenlebenden *Cystignathus* usw. übertrugen.

Das Studium der im Vorausgehenden mitgeteilten Listen ergibt, daß bei den höheren autochthonen Landtieren Südamerikas durchweg nur besondere, ihnen eigentümliche Arten von Acanthocephalen angetroffen werden und das gleiche gilt, wie gleich bemerkt sei, auch für die übrigen Vertebraten. Etwas anders verhalten sich die heterochthonen Formen, bei welchen neben besonderen Arten von Acanthocephalen auch solche vorkommen, welche eine weitere Verbreitung besitzen. *Echinorhynchus moniliformis*, in Rio Janeiro und S. Paulo in der Wanderratte getroffen, muß außerhalb der Betrachtung bleiben, als durch Schiffe importiert. Dagegen ist das Vorkommen von *E. gigas* im Darme des Nabelschweines, *Dicotyles* resp. *Tayassu*, insofern von besonderem Interesse, als es darauf hinweist, daß die spättertiären Suiden der holarktischen Regionen mit dieser bemerkenswerten großen Art von *Echinorhynchus* infiziert waren.

Bei den Vögeln finden wir gemeine europäische Arten von *Echinorhynchus* bei Wasservögeln und Tagraubvögeln reichlicher vertreten. So kommt *E. sphaerocephalus* in Europa bei *Haematopus* und *Anas*, *E. striatus* Götze bei *Nycticorax* L., *Ardea cinerea* L., *Cygnus olor* Gm. und *Haliaëtus albicilla* L. vor, während bei den europäischen Arten von *Buteo*, *Milvus*, *Circus* usw. *Echinorhynchus caudatus* u. *E. lagenaeformis* ebenso gemein sind, wie in Brasilien bei den entsprechenden Raubvögeln.

Was sich aus diesen Erörterungen für die Acanthocephalen ergibt, muß überhaupt auf die Entozoen ausgedehnt werden. Nehmen wir z. B. den südamerikanischen Campfuchs, so besitzt derselbe unter 7 bei ihm beobachteten Helminthen nur zwei amerikanische Arten, *Filaria acutiuscula* Mol. und *Ligula reptans* Dies., welche auch bei anderen südamerikanischen Säugetieren häufig angetroffen werden.

Eustrongylus gigas z. B. wird nicht nur in der Niere von *Canis azarae* und *jubatus* gefunden, sondern auch bei dem europäischen Fuchs und Wolf, sowie auch bei den *Lutra*-Arten von Deutschland und Brasilien. Dasselbe gilt für *Ascaris mystax* Rud., *Strongylus trigonocephalus* Rud. und *Hemistomum alatum* Dies. Überall, wo wir Vertreter der Gattung *Canis* untersuchen, sei es in Deutschland, Asien oder Südamerika, finden wir dieselben charakteristischen Eingeweidewürmer bei ihnen vor, zu denen sich dann je nach den lokalen Bedingungen noch einige weitere Arten hinzugesellen.

Ganz die gleichen Beobachtungen machen wir, wenn wir die Arten von *Tayassu* und *Sus* miteinander in bezug auf ihre Eingeweidewürmer vergleichen oder jene von *Felis* oder *Cervus*.

Es ist unter diesen Umständen zu verwundern, daß keine größere Vermischung der Entozoen im südamerikanischen Faunengebiete stattgefunden hat. Eine Prüfung der oben mitgeteilten Listen weist uns nur in einem Falle, nämlich bei *Echinorhynchus spirula* eine solche Vermischung auf, indem die genannte Art außer bei Affen auch beim Rüsselbären vorkommt, welche allerdings mit diesen unter ganz identischen Bedingungen zusammenlebt.

Daß derartige Übertragungen von Parasiten auf neue Wirtstiere nicht nur möglich sind, sondern auch in ausgedehntem Umfange tatsächlich stattfinden, wissen wir am besten vom Menschen, bei welchem nicht nur zahlreiche künstliche Infizierungen gelungen sind, sondern auch die übergroße Zahl seiner Parasiten auf Übernahme von anderen Tieren hinweist. Es muß möglich sein, auf komparativem Wege die Parasiten festzustellen, welche dem Menschen ursprünglich eigentümlich waren und welche er, wie z. B. *Trichocephalus dispar* mit den Affen gemein hatte. Neben diesen ursprünglichen oder pithecoiden Parasiten hat der Mensch nicht nur

durch seine verschiedenartige Nahrung, welche ihm sogar Eingeweidewürmer der fischfressenden Säugetiere zuführt, zahlreiche neue Entozoen gewonnen, sondern auch die Zahl dieser ihm ursprünglich fremden Parasiten in außergewöhnlichem Maße vergrößert durch den täglichen Umgang mit den von ihm domestizierten Haustieren. So hat er vom Schwein *Ascaris lumbricoides*, vom Hunde *Ascaris mystax*, *Eustrongylus gigas* usw. aufgenommen. Ist diese Ansicht richtig, so werden die betreffenden caninen, suinen, ovinen usw. Parasiten des Menschen jenen Naturvölkern abgehen, welche sich nicht im Besitz der betreffenden Haustiere befinden. Die Frage nach dem Ursprunge der menschlichen Helminthen kann einerseits auf dem eben angedeuteten Wege, andererseits dadurch gelöst werden, daß man die zugehörigen ursprünglichen Wirtstiere auf vergleichendem Wege feststellt.

Bei solchen vergleichenden Betrachtungen müssen natürlich die Tiere verschiedener Lebensbezirke getrennt behandelt werden. Ich wies schon darauf hin, daß die Süßwasserfauna, wenigstens bei den passiver Verschleppung nicht ausgesetzten höheren Formen, Fälle von weiter Verbreitung der Helminthen nicht aufzuweisen hat. Es liegt dies daran, daß viele Elemente der Süßwasserfauna ein weit höheres Alter besitzen als die entsprechenden Vertreter der Landfauna, namentlich der Säugetiere und Vögel. Es ist daher durchaus kein Zufall, wenn wir paläarktische Entozoen bei gewissen neotropischen Säugetieren, Vögeln und Amphibien antreffen, nicht aber bei den Süßwasserfischen.

Diese Verhältnisse weisen uns darauf hin, daß die genannten Landtiere durch ihre Wanderungen ihre Parasiten nicht etwa los werden, sondern dieselben auch unter veränderten Verhältnissen beibehalten. Dies erklärt sich einerseits aus einer gewissen Anpassungsfähigkeit, andererseits aus dem Umstande, daß die als Zwischenwirte dienenden niederen

Tiere überall auf Erden eine weitgehende Analogie aufweisen. So lebt, wie P. S. Magalhães nachwies, die Larve des in der Wanderratte schmarotzenden *Echinorhynchus moniliformis* in *Periplaneta americana*, während deren Stelle in Europa offenbar *Periplaneta orientalis* vertritt. Die Larve von *Echinorhynchus gigas* lebt in Europa in den Engerlingen, zumal jenen von *Melolontha vulgaris*, in Nordamerika aber, wo der Maikäfer nicht vorkommt, in Larven von *Lachnosterna*. In beiden Fällen handelt es sich um unterirdisch an Pflanzenwurzeln lebende Käferlarven. Es ist hiernach klar, daß ein tieferer Einblick in die Verbreitungsverhältnisse der Helminthen nicht möglich ist, ohne die Anwendung der von mir seit 1889 in die zoogeographische Forschung eingeführten analytischen Methode, welche im Gegensatz zur älteren deskriptiven Methode und sie ergänzend bestrebt ist, nicht nur die allgemeine Geschichte der betreffenden Regionen zu ermitteln, sondern ganz speziell und bis auf die einzelnen Gattungen herab die verschiedenen faunistischen Elemente zu scheiden, aus deren Vereinigung die heutige Mischfauna entstand.

Ich bin überzeugt, daß diese Methode auf keinem Gebiete größere Erfolge aufzuweisen haben wird, als auf jenem der Helminthologie, wo sie nicht nur im Dienste der Zoogeographie steht, sondern auch in jenem der Paläontologie. Haeckel meint in seiner speziellen Phylogenie bei Erörterung der Platoden, daß man bei Mangel von zoologischen Daten für die Ermittelung der Phylogenie auf die Morphologie angewiesen sei. Diese aber gibt uns nur ganz allgemeine Anhaltspunkte, wogegen die erörterten Beziehungen der Helminthen zu ihren Wirtstieren die Möglichkeit darbieten, ganz präzise Angaben zu gewinnen über das Alter einzelner Arten und Gattungen. Wenn wir z. B. bei den verschiedenen *Canis*-Arten aller Erdteile *Eustrongylus gigas* in der Niere antreffen, aber auch noch in verschiedenen anderen Raub-

tieren und diese Tatsache mit dem pliocänen Alter der Gattung *Canis* in Verbindung bringen, so können wir nicht darüber in Zweifel bleiben, daß schon die obermiocänen Vorfahren dieser Raubtiere mit dem erwähnten Parasiten besetzt waren. Besonders günstig aber liegen in dieser Hinsicht die Verhältnisse bei denjenigen Inseln, welche seit längerer Zeit von den benachbarten Kontinenten abgegliedert sind. Sie zeigen uns die Fauna der Isolierungsepoche unverändert oder umgestaltet, und wenn wir bei ihren Landtieren Helminthen vorfinden, welche auch bei den entsprechenden Formen des Nachbarkontinents angetroffen werden, so muß das Alter dieser Helminthen ein etwas höheres sein, als jenes der Isolierung. Derartige Inseln kennen wir nicht nur aus der Tertiärzeit, sondern auch aus Kreide (Australien) und Jura (Sandwichsinseln).

In dieser Hinsicht ist es von Interesse, daß nach den Untersuchungen von Zschokke die Cestoden der Monotremen und aplazentalen Säugetiere alle Anoplocephalinen und jenen der Insektivoren nahe verwandt sind. Die Verhältnisse liegen übrigens in Australien insofern etwas kompliziert, als nach langer Isolierung pliocän eine Landverbindung nach Norden zu stande kam, durch welche Land- und zum Teil auch Süßwassertiere übertragen wurden. Zu diesen späten Einwanderern gehört *Canis dingo*, eine gute Spezies, wie Nehring nachwies, übrigens auch fossil in Australien gefunden. Leider wissen wir noch nicht, wo die von Ameghino entdeckten kretazeisch-eocänen Säugetiere Patagoniens ihr Äquivalent haben, ob in Australien, wie von Ihering, oder in Afrika, wie Ameghino und Osborn vermuten. In solchen zweifelhaften Fällen vermag das Studium der Helminthen offenbar auch in anderen Gebieten ebenso wichtige Aufschlüsse zu erteilen, wie wir das bereits für die neotropische Region feststellen konnten. Es wird uns zwar

offenbar die Geschichte der paläozoischen Helminthen stets unbekannt bleiben, nicht so aber jene der mesozoischen und tertiären Entozoen, da, wie wir gesehen haben, die Beziehungen der verschiedenen Gruppen der Helminthen zu den beherbergenden Landtieren, auch der schon früh und durch lange Zeit hindurch isolierten Regionen, keinen Zweifel darüber aufkommen lassen, daß wir es in diesen Parasiten mit alten, schon mesozoisch wohl entwickelten Gruppen zu tun haben.

Wir können unsere Betrachtungen zum Schlusse in folgende Sätze, um nicht zu sagen „biologische Gesetze“, zusammenfassen, welche sich auf das Verhältnis der Helminthen zu den sie beherbergenden Säugetieren und Vögeln beziehen:

1. Die Landtiere werden durch ihre Wanderungen, auch die ausgedehntesten nicht ausgeschlossen, von ihren Helminthen nicht befreit, weil die als Zwischenwirte dienenden niederen Tiere überall auf Erden unter sonst gleichen Bedingungen analoge Verhältnisse aufweisen; wenn auch in den neuen Wohngebieten zum Teil andere Parasiten hinzukommen, bleiben doch die alten Verhältnisse zum großen Teil unverändert bestehen, wie dies besonders in Südamerika auffällig ist, wo die holarktischen Helminthen nicht bei den autochthonen, sondern nur bei den heterochthonen, spät eingewanderten Säugetieren und Vögeln angetroffen werden.

2. Unter diesen Umständen gestaltet sich die Helminthologie zu einem wertvollen Hilfsmittel für die analytische Methode der Zoogeographie, von welchem man sich wichtige Dienste, namentlich auch bei solchen Gruppen behufs Ermittelung ihrer Geschichte versprechen darf, für welche nicht genügend geologische Daten vorliegen resp. der Natur der Sache nach nicht erwartet werden können.

3. Die Helminthologie in diesem Sinne aufgefaßt, wird auch Gegenstand der paläontologischen Forschung, indem

die Beziehungen der Helminthen zu ihren Wirten, zu deren Wanderungen und zu ihrem geologischen Alter es gestatten, über das Alter der einzelnen größeren Gruppen, ja selbst Gattungen und Arten, exakten Aufschluß zu gewinnen.

Dreizehntes Kapitel.

Die Tertiärkonchylien Südamerikas als Mittel zur Rekonstruierung der alten Küstenlinien des Kontinentes.

(April 1907.)

Wie ich schon in der Einleitung hervorgehoben habe, kam mir es im Laufe der letzten Jahre bei meinen zoogeographischen Studien vor allem darauf an, die gegenseitigen Beziehungen der tertiären Faunen der verschiedenen Gebiete Amerikas zu ermitteln. Die Zahl der Arten von littoralen Mollusken, deren Verbreitung von Nordamerika bis Patagonien reicht, ist eine bedeutende, und wir können daraus folgern, daß zu Beginn der Tertiärzeit, wo die klimatischen Gegensätze der verschiedenen Zonen nicht so ausgeprägt waren wie heute, und das Meer in Patagonien eine beteutend höhere Temperatur hatte als gegenwärtig, diese Verbreitung in nord-südlicher Richtung eine wesentlich gesteigerte hätte sein müssen, sofern die geographischen Verhältnisse die gleichen gewesen wären. In Wahrheit aber liegt gerade der entgegengesetzte Fall vor und sind die eogenen Mollusken von Patagonien einerseits, Florida, den Antillen und so weiter andererseits total verschieden. Dieser Umstand erklärt sich durch die Landbrücke, die Archhelenis, welche damals Brasilien und Afrika verband. Patagonien erhielt daher Zuwanderer an marinen Invertebraten einerseits von Süden her, was die Beziehungen zur chilenischen und neuseeländischen,

älteren Tertiärfauna erklärt, andererseits längs der Ostküste der Archhelenis aus dem indischen Ozean. Da letzterer in unmittelbarem Zusammenhange mit dem großen europäischen Mittelmeer stand, so läßt sich leicht verstehen, warum das Eocän von Patagonien, die patagonische Formation, nähere Verwandtschaft zum europäischen Eocän zeigt, als zum nordamerikanischen. Ein riesiges, tropisches Meer reichte damals von Zentralamerika, das großenteils unter dem Meeresspiegel begraben lag, quer durch Europa und Asien hin bis Australien, zum Teil auch die Gebiete überflutend, in welchen sich später die mächtigen Kettengebirge der Alpen und des Himalaya erhoben. Diesen tropischen Ozean bezeichnen wir mit Süss als die Thetis. Besonders charakteristisch sind in diesem eocänen Ozeane die Nummuliten, welche dagegen in den patagonischen gleichzeitigen Ablagerungen, überhaupt in der antarktischen Region, vollkommen fehlen. Dies entspricht ganz dem eigenartigen Charakter des Ozeanes, welcher sich im Süden der Archhelenis ausbreitete, und für welchen ich den Namen der Nereis eingeführt habe. In der eogenen Fauna von Patagonien fehlen eben nicht nur eine größere Anzahl von charakteristischen Gattungen der Tropen, wie *Cypraea, Strombus, Harpa, Conus, Spondylus* usw., sondern auch die Vertreter solcher Familien, welche, wie die *Cerithiiden, Litoriniden, Rissoiden* und andere gegenwärtig eine fast kosmopolitische Verbreitung haben, und fast noch mehr für die gemäßigten Regionen der Meere, als für die heißen charakteristisch sind. Dies zeigt uns, daß es nicht oder doch nicht ausschließlich Temperaturunterschiede waren, welche die damaligen zoogeographischen Provinzen bedingten, sondern die abweichende Verteilung von Land und Meer.

Der große Tropenozean, die Thetis, war von Osten nach Westen und von Norden nach Süden von einer mehr oder minder einheitlichen Molluskenfauna besetzt, und viele Gat-

tungen, die wir heute auf ein geringes Areal beschränkt sehen, waren damals fast über das ganze Gebiet der Thetis verbreitet. So kennen wir z. B. die Gattung *Acanthina (Monoceros)* heute nur von der pacifischen Küste von Süd- und Mittelamerika, aber während des älteren Tertiäres hat sie sowohl in Chili, wie auch in Europa und Australien gelebt. Neben den weiter verbreiteten Gattungen gab es aber schon damals solche, die nur der westlichen oder der östlichen Hälfte der Thetis eigen waren. *Siphonalia, Cominella, Trophon* und andere Gattungen der Osthälfte der Thetis, kommen zwar noch im Eocän von Europa vor, nicht aber in Nordamerika, während andererseits verschiedene Gattungen wie z. B. *Venus* der nordamerikanisch-europäischen Provinz eigentümlich aber im indischen Ozeane nie vertreten waren. Andere Gattungen wie z. B. *Bullia* waren im nordamerikanischen Eocän vorhanden, sind dort aber weiterhin erloschen, während sie in Europa und Asien bis auf unsere Tage sich erhielten.

Diese Verbreitungsverhältnisse der marinen Invertebraten des älteren Tertiäres müssen wir uns vor Augen halten, wenn wir die gegenwärtige Verbreitung vieler tropischer Arten von Mollusken verstehen wollen.

Es gibt eine größere Anzahl von Mollusken der Tropen, welche in den Antillen und im indischen Meere vorkommen, aber an den afrikanischen Küsten fehlen. Hierhin gehören eine ganze Anzahl Arten von *Lotorium*, *Persona reticulata* Link, *Marginella minuta* Pfr., *Pyrula reticulata* L., *Trophon anceps* Lam., *Lucina edentula* L., *Pitar laetum* L., *Asaphis deflorata* L., viele Arten von *Rissoina* u. a. mehr. Natürlich ist die Zahl dieser Arten in der Tertiärzeit eine beträchtlich größere gewesen. *Rissoina decussata* Mont., eine gemeine Art des Wiener Beckens, ist jetzt im Mittelmeere nahezu oder ganz erloschen, *Oliva ispidula* L., eine häufige Art von Ostindien, findet sich nach Gabb im Pliocän von Costa Rica. Das

lokale Aussterben einzelner Arten hat eine auffallende diskontinuierliche Verbreitung zur Folge, die zum Teil zu wunderbaren Verhältnissen führt. So z. B. gibt es eine Anzahl chilenischer Arten, wie *Calyptraea trochiformis* Gm., *Crepidula dilatata* Lam., *Purpura cingulata* L., *Cardium ringens* Gm., welche nur noch in Westafrika wiederkehren. Offenbar sind auch diese Arten alte Elemente der Thetis, deren Verbreitung in die Zeit fällt, in welcher noch das Meer Zentralamerika überflutete. Ich verweise in dieser Hinsicht auf mein Buch über die tertiären Mollusken von Patagonien, in welchem auch die chilenischen Mollusken eingehend analytisch, d. h. nach Herkunft der verschiedenen Elemente dieser Fauna erörtert sind.

Im Gegensatze zu der von mir angewandten historischen Untersuchungsmethode findet man in der Literatur über die geographische Verbreitung der Mollusken überall die Meinung ausgesprochen, daß die heutige Verbreitung der marinen Mollusken, soweit sie nicht längs der bekannten Küsten sich vollzog, durch die Meeresströmungen verursacht worden sei. Es war meine Absicht, eine Anzahl Belegstellen hierfür anzuführen, aber ich habe davon abgesehen, weil ich überhaupt eine andere Ansicht nicht ausgesprochen gefunden habe. Besonders erstaunlich ist mir es gewesen, daß auch ein Geologe, Johannes Walther, in seiner verdienstvollen Einleitung in die Geologie, Jena 1894, diesen völlig verfehlten Standpunkt einnimmt. Es ist überhaupt schwer verständlich, wie man hat glauben können, auf Grund der heutigen geographischen Verhältnisse die Verbreitung der Seetiere erklären zu können.

Schon die Beziehungen der chilenischen marinen Fauna zu jener von Westafrika und dem Mittelmeer oder die identischen Arten, welche sich an beiden Seiten von Zentralamerika finden, zwingen ja zu einem ganz anderen Vorgehen,

da auch die kühnste Phantasie diese Verbreitungsverhältnisse nicht von Wanderungen um das Kap Horn herum zu erklären sich getraut. Wenn man aber in diesem Falle auf die Geographie des älteren Tertiäres zurückgreift, warum nicht auch in anderen Fällen? Simroth hat früher auch die Ähnlichkeit zwischen der ost- und westindischen Fauna durch passive Wanderung der Larven um das Kap der guten Hoffnung herum erklären wollen, hat diese kühne Hypothese aber in seiner Bearbeitung der Mollusken im Bronnschen Tierreiche wieder fallen lassen. Besonders häufig hat man die Ähnlichkeit der westafrikanischen marinen Fauna mit jener von Brasilien und den Antillen durch Wanderungen der Larven quer durch den atlantischen Ozean zu erklären versucht. Allen diesen Hypothesen ist nun neuerdings der Boden entzogen worden durch die positiven Resultate der Planktonexpedition der Humboldtstiftung. Professor V. Hensen hat schon füher darauf hingewiesen, daß das Plankton der Küsten verschieden ist von jenem der Hochsee. Die Ergebnisse der Planktonexpedition haben diese Schlußfolgerungen in vollem Umfange bestätigt. Es hat sich dabei herausgestellt, daß das Plankton der Tropen sehr reich ist an Larven von Seetieren, daß diese aber selbst im Golfstrome nach Norden hin bis zum Verschwinden abnehmen. Die Larven der littoralen Seetiere finden sich in Menge nahe der Küste, werden dann aber gegen den freien Ozean hin immer seltener, um schließlich fast zu verschwinden. Die vereinzelten Larven von Küstentieren, welche durch den Zufall weit hinaus in den Ozean getrieben werden, sind nach der übereinstimmenden Überzeugung der verschiedenen Verfasser dem sicheren Untergange geweiht. Nur einer der hierbei in Betracht kommenden Autoren, Mortensen, kann sich noch nicht von dem Gedanken frei machen, daß die Ähnlichkeit zwischen der westafrikanischen und der ostamerikanischen litoralen Echinodermen-

fauna auf Rechnung von Wanderungen der Larven durch den Ozean zu setzen sei. Nichtsdestoweniger sind die von ihm mitgeteilten Tatsachen dieser Hypothese absolut nicht günstig, denn auch Mortensen erkennt rückhaltlos an, daß die Echinodermen dem echten Hochseeplankton fremd sind. Bemerkenswert finde ich noch die Äußerung von Simroth: „Die geographische Ausbreitung der Muscheln durch ihre Larven geht dem Ufer entlang, nicht quer durch den Ozean (l. c. p. 39).“ Simroth ist also durch die positiven Beobachtungen zu einem Resultate gelangt, das gerade entgegengesetzt ist jenem, zu welchem früher Spekulationen ihn geführt hatten. Ich sehe hier von einer weiteren Diskussion des Gegenstandes ab, und verweise nur auf die wesentlichste, für die Erörterung dieser Frage in Betracht kommende Literatur[1]).

Angesichts des kläglichen Schiffbruches der Strömungstheorie wird um so weniger der von mir beschrittene Weg beanstandet werden können. Übrigens wird es heute niemand mehr einfallen, die Geschichte z. B. der verschiedenen Säugetierfaunen lediglich aus der Verbreitung der rezenten Arten ableiten zu wollen. Man ist längst daran gewöhnt, diese Geschichte aus der Kombinierung der fossilen und lebenden Vertreter und aus ihren ehemaligen Wanderungen zu rekonstruieren. Warum sollten wir bei den Mollusken anders vorgehen? Gibt es doch unter den lebenden marinen Mollusken

[1]) Dr. Heinrich Simroth, Die Gastropoden der Planktonexpedition, Kiel u. Leipzig 1895, Band II. F. d.

Dr. Heinrich Simroth, Die Acephalen der Planktonexpedition, Kiel u. Leipzig 1896, Band II. F. e.

Prof. Valentin Haecker, Die pelagischen Polychaeten und Achaetenlarven der Planktonexpedition, Kiel u. Leipzig 1898, Band II. d. H.

Th. Mortensen, Die Echinodermen der Planktonexpedition, Kiel u. Leipzig 1898, Band II. J.

nicht nur unzählige Gattungen, sondern auch viele Arten, welche bereits im Eocän auftreten. In dieser Hinsicht verdienen die Mollusken sogar den Vorzug vor den Säugetieren, und es ist nicht der Versuch, dieses Material in vergleichend zoogeographischem Sinne zu verwerten, welcher der Rechtfertigung bedarf, sondern die auf irrige Voraussetzungen basierte Drifttheorie.

Zwei Erfahrungssätze sind es namentlich, die sich aus meinen Studien über die Geschichte der marinen Faunen Südamerikas ergeben, und auf welche ich hier besonders hinweisen möchte:

1. Die Verbreitung der Küstenmollusken erklärt sich nicht nur durch recente, den heutigen geographischen Verhältnissen entsprechende Wanderungen. Sie ist vielmehr das Produkt von Wanderungen, welche sich in der älteren Tertiärzeit vollzogen bei einer von der heutigen ganz verschiedenen Verteilung von Wasser und Land.

2. Die Anpassung der litoralen Arten an ganz bestimmte Temperaturbedingungen des Meeres, wie sie uns heute vor Augen tritt, ist erst am und nach dem Ende der Pliocänzeit zustande gekommen.

Auch letzterer Umstand erklärt viele Verhältnisse, die wir bei Berücksichtigung nur der heutigen physikalischen Bedingungen nicht verstehen können. *Mytilus edulis* z. B., eine in Europa einheimische Art, welche nach Nordamerika erst posttertiär gelangt ist, muß miocän zusammen mit vielen anderen marinen Mollusken, wie Arten von *Bullia*, *Oxystele* und anderen Gattungen, von Europa aus längs der Westküste Afrikas nach dem Kap der guten Hoffnung und von da weiter in die antarktische Region gelangt sein, wo sie jetzt weit verbreitet ist und in Patagonien schon in pliocänen Ablagerungen vorkommt. Heutigentages sind solche Wanderungen von litoralen Arten der kalten und gemäßigten Meere

durch die Tropenzone nicht mehr möglich, und der einzige Weg, der noch den an kaltes Wasser angepaßten marinen Mollusken in der Richtung von Pol zu Pol offen steht, ist die Tiefsee.

Aus meinen soeben mitgeteilten Untersuchungen ergeben sich verschiedene Anhaltspunkte für die Beurteilung der Verteilung von Land und Meer während der Tertiärzeit. Ich habe versucht, dieselben in Form einer Kartenskizze niederzulegen, bemerke aber dabei, daß ich mich zum Teil an die von Ortmann veröffentlichte Karte gehalten habe, soweit nämlich dieselbe sich auf die von meinem Untersuchungsgebiete weiter abliegenden Teile der Erde bezieht. Ich übernehme daher die Verantwortung nur für denjenigen Teil der Karte, in betreff dessen mir genügende eigene Erfahrungen zu Gebote stehen, d. h. also namentlich Südamerika, Afrika und das antarktische Gebiet. Ein Vergleich meiner Karte mit derjenigen Ortmanns, welche sich auf die Verhältnisse zur Zeit der oberen Kreide und des Eocänes beziehen, ergibt große Differenzen. In erster Linie bemerke ich dabei, daß meines Erachtens für obere Kreide und Eocän kein Grund vorliegt zur Annahme von so bedeutenden Veränderungen der Erdoberfläche, wie sie aus Ortmanns Darstellungen sich ergeben würden. Ich selbst glaubte früher, daß die Brücke zwischen Afrika und Brasilien sich nicht so lange erhalten hätte, als es sich jetzt herausstellt. Es liegen eben jetzt neue Resultate der Forschung vor, und nur diese sollen in Folgendem besprochen werden. Der Vergleich zwischen der eogenen Molluskenfauna von Patagonien einerseits und von Nord- und Zentralamerika andererseits hat uns dargetan, daß nur eine Südbrasilien mit Afrika verbindende Landbrücke imstande gewesen sein kann, den Austausch der marinen Faunen des südlichen und nördlichen Südamerika komplet zu verhindern. Zu demselben Resultate hat nun aber auch der Vergleich

der nordbrasilianischen und der patagonischen marinen Fauna der oberen Kreide geführt. Die reiche Entwicklung der fossilienführenden oberen Kreide im nördlichen Brasilien läßt uns eine marine Transpression erkennen, welche eine vorübergehende Erscheinung war, so daß die tertiäre Küste von Nordbrasilien weiter östlich als die heutige gelegen war, was uns das völlige Fehlen tertiärer Seekonchylien in Brasilien erklärt. In der Karte Ortmanns, fig. 6, welche sich auf die obere Kreide bezieht, finden wir Brasilien bereits völlig von Afrika isoliert, und letzteres durch eine der Atlantis von Heer entsprechende Landbrücke mit Zentralamerika verknüpft. Die jetzt uns bekannten paläontologischen Tatsachen lassen diese Darstellung als irrig erkennen und tun dar, daß in dieser Hinsicht zur Zeit der oberen Kreide die Verhältnisse nicht wesentlich anders lagen als während der unteren Kreide, auf welche sich fig. 5 von Ortmann bezieht. Der große Kontinent der oberen Kreide, den Ortmann konstruiert und „Mesozonia“ genannt hat, gerät daher in Wegfall.

Ein zweiter Punkt, in welchem durch meine Untersuchungen eine Änderung bedingt wird, betrifft das Südende von Afrika, welches noch im Eocän bedeutend weiter nach Süden gereicht haben muß.

Ein dritter Punkt bezieht sich auf die Küsten der Archinotis, d. h. der mit Patagonien verknüpften antarktischen Landmasse, welche westlich von Südamerika sehr viel weiter gegen den Pol hin zurückgezogen war, als östlich.

Ein letzter Punkt endlich ist die Verknüpfung von Zentralamerika resp. Teilen dieses und der angrenzenden Gebiete mit den Sandwichsinseln und wohl noch anderen Inseln des Stillen Ozeans. Ich finde es ratsam, dieses hypothetische Land mit einem besonderen Namen zu belegen,

als welchen ich Pacila in Anwendung bringe. Die Vergleichung der Tertiärkonchylien von Chili und Kalifornien zeigt uns, daß die beiderseitigen marinen Faunen während des älteren Tertiäres außer Zusammenhang waren und daß erst im Pleistocän ein Austausch der faunistischen Elemente beider Gebiete stattfand. Im Gegensatz dazu aber konnte die Fauna der Südküste der Thetis, d. h. des zentralen, eocänen großen Mittelmeeres ungehindert bis Chili gelangen, und erklärt uns dies den von Philippi hervorgehobenen mediterranen oder richtiger wohl nordatlantischen Charakter der eogenen marinen Fauna von Chili.

Im Miocän finden wir dann die geographischen Verhältnisse der Erde bedeutend verändert und schon erheblich den gegenwärtigen angenähert. Zur See sind die Küstentiere des nördlichen Südamerika bis zum La Plata vorgedrungen, aber die Landverbindung der beiden Amerikas ist noch nicht hergestellt: erst im Pliocän erfolgte der gegenseitige Austausch von Säugetieren Nord- und Südamerikas. Patagonien war keinesfalls schon damals von den Falklandsinseln und von der antarktischen Landmasse getrennt, wie dies Ortmann annimmt. Nordische Säugetiere sind nicht nur bis Patagonien vorgedrungen, sondern wie z. B. Arten von *Canis*, auch bis zu den Chiloëinseln und Falklandsinseln. Die jetzige definitive Verbindung des Atlantischen und Pacifischen Ozeans im äußersten Süden von Südamerika hat sich, wie aus der Geschichte der marinen Konchylien hervorgeht erst posttertiär vollzogen. Auch Südafrika muß im Miocän eine ganz andere Konfiguration gehabt und weiter nach Süden gereicht haben, da es Konchylien mediterranen Ursprungs gestattete, sich in der antarktischen Region und namentlich auch bis Patagonien zu verbreiten. Dis gilt nicht nur für *Mytilus edulis*, die gemeine europäische Miesmuschel, sondern auch für die zahlreichen Arten der Gattung *Bullia*, welche

zu Ende der Tertiärzeit in Patagonien ebenso unvermittelt auftreten, wie etwa die modernen Huftiere im Pliocän von Argentinien.

Vierzehntes Kapitel.

Geschichte und Verbreitungswege der Brackwasserfauna des östlichen Südamerikas.

(April 1907.)

Schon die Verbreitung der marinen Invertebraten einer ausgedehnten und abwechslungsreichen Küste bietet Erscheinungen, welche schwer zu verstehen sind. Gastropoden z. B., welche, wie *Purpura, Litorina* usw. dem Leben an Felsen angepaßt sind, werden durch eine weit ausgedehnte Sandküste in ihrer weiteren Verbreitung offenbar in hohem Grade gehindert werden, und es ist sehr wohl möglich, daß manche der jetzigen isolierten Vorkommnisse nicht durch passive Wanderungen der Larven sich erklären, sondern in Zusammenhang stehen mit einer ehemals anders beschaffenen, weiter in den Ozean reichenden und buchtenreichen Küste. Viel schwieriger wird die Erklärung noch, wenn wir unser Augenmerk auf diejenigen Seetiere richten, welche in dem halbsalzigen, sogenannten brackischen Wasser der Flußmündungen und stiller, mehr oder minder durch Zuflüsse ausgesüßter Buchten leben. Manche dieser Buchten sind durch vorgelagerte Inseln geschützt, der Eingang ist nicht selten eng, oder selbst sehr schmal, und wie z. B. die Barre von Rio Grande do Sul seicht und durch die starke Dünung der vorgelagerten Sandbänke schwer zugänglich. Die zarten Larven der vereinzelten, etwa hierher gelangenden Brackwassertiere werden daher wenig Aussicht haben, die für ihre Existenz geeigneten Gebiete zu erreichen, und das um so

mehr, als an der Mündung solcher Buchten und Binnenseen in der Regel die marine Fauna noch vorherrscht, und außerdem eine seewärts gerichtete Strömung oft das Eindringen erschwert oder unmöglich macht.

Es ist daher gewiß eine auffallende Erscheinung, wenn wir an weit voneinander gelegenen Flußmündungen, noch dazu oft unter ungünstigen Verbreitungsbedingungen eine und dieselbe Brackwasserart wieder antreffen, und da die Frage nach den Verbreitungsmitteln dieser Arten meines Wissens noch nicht diskutiert worden ist, so dürfte es wohl angebracht sein, wenn ich hier meine bezüglichen Beobachtungen und Schlußfolgerungen mitteile. Unter den Mollusken ist die gemeinste und weitest verbreitete Brackwasserart Brasiliens *Tagelus gibbus* Spengl. Diese Muschel wird auch in Zentralamerika und im Süden von Nordamerika, sowie in Westafrika angetroffen, man findet sie aber nie im offenen Ozeane, sondern an den bereits angegebenen Örtlichkeiten mit brackischem Wasser. Es handelt sich um eine Art von weiter Verbreitung nicht nur in geographischer, sondern auch in geologischer Hinsicht, eine der Thetis entstammende Muschel, die wir fossil aus dem Miocän von Nordamerika und von Argentinien kennen. Diese miocänen Vertreter sind rein marin, und die Anpassung an das Brackwasser muß erst zu Ende der Tertiärzeit erfolgt sein.

Neben dieser eben besprochenen Art findet man an der Küste von Argentinien und Südbrasilien im Brackwasser sehr häufig eine große *Corbula* der Untergattung *Erodona*, *Corbula mactroides* Daud., welche auch unter dem Namen der *Azara labiata* Maton bekannt ist. Diese nach Form und Farbe etwas vielgestaltige Art lebt massenhaft im Unterlauf des La Plata, in dem der Mündung nahe gelegenen Teile der Lagôa dos Patos, in Rio Grande do Sul und endlich in der Mündung des Rio Ribeira bei Iguape, im Staate São Paulo.

In fossilem Zustande treffen wir sie zunächst in der Nähe der Magellanstraße in oligocänen Schichten, und weiterhin massenhaft in posttertiären und vielleicht auch spättertiären Ablagerungen Argentiniens, zumal auch der Provinz Buenos Aires. Auch aus Rio Grande do Sul kennen wir besonders nördlich von Porto Alegre Ablagerungen dieser Muscheln, die zu einer Zeit da gelebt haben müssen, als das posttertiäre Meer die Lagôa dos Patos erfüllte, so daß Walfische bis Porto Alegre gelangen konnten, und Austernbänke gegenüber dieser Stadt sich bildeten. Auch in St. Catharina und São Paulo hat man posttertiäre Ablagerungen dieser Muschel gefunden, welche aber, wie auch die lebende Art dieser Region, einer etwas abweichenden Varietät, der *Corbula mactroides prisca* Mart. angehören.

Von Gastropoden kommt hier nur die Gattung *Littorinida* in Betracht, von der eine Art, *L. australis* Orb. sowohl in Rio Grande do Sul, als am La Plata im Brackwasser gemein ist. Es würden hier noch verschiedene Arten von *Neritina* und *Melampus* erwähnt werden können, aber diese Gattungen sind nicht so exklusiv dem Brackwasser angepaßt, wie die oben erwähnten.

Für alle diese Arten sind wir zu der Annahme gezwungen, daß sie zur Tertiärzeit eine marine Lebensweise führten, und erst im Pliocän dem Leben in den Aestuarien sich anpaßten. Die geologischen Befunde weisen uns aber darauf hin, daß zu jener Zeit nicht nur die Verteilung von Wasser und Land eine andere war, sondern auch der Verlauf und die gegenseitige Verbindung der hier ausmündenden Flüsse. Stellen wir uns nun vor, daß zu Ausgang der Tertiärzeit das Land in Südbrasilien und Argentinien sich erheblich weiter in den Ozean hinein erstreckte, wie dies ja durch viele Tatsachen dargetan wird, so konnte es einen bedeutenden Strom geben, in welchen außer den argentinischen auch die südbrasilianischen

Flüsse einmündeten. Wenn nun mit dem Einbruche des älteren Küstenlandes das Meer von diesem einheitlichen Flußsysteme Besitz ergriff, so wurden aus den Zuflüssen des tertiären Stromes die isolierten Küstenflüsse des heutigen südlichen Brasiliens. Die Brackwasserfauna des alten Aestuares wurde weiter landeinwärts gedrängt, und so erhielten die jetzt getrennt ausmündenden Flüsse und Ströme alle die gleiche Brackwasserfauna.

Es gibt eine Reihe von Tatsachen, welche dafür sprechen, daß die Verhältnisse sich wirklich in diesem Sinne abspielten. Besonders auffallend ist die Übereinstimmung der Süßwasserfauna von Iguape und St. Catharina mit jener von Rio Grande do Sul. *Glabaris riograndensis* Ih., eine gewöhnliche Art von Rio Grande do Sul, findet sich auch bei Iguape und in St. Catharina, aber durchaus nicht im Küstengebiete zwischen Bahia und São Paulo. Dasselbe gilt für die Gattung *Chilina*, ein Archiplataelement, welches weder im Innern von São Paulo noch nördlich von diesem Staate angetroffen wird, und dessen Existenz im Küstengebiete von Südbrasilien bei Betrachtung der heutigen hydrographischen Verhältnisse unverständlich bleibt, während es ohne weiteres zu begreifen ist, wenn man annimmt, daß die südbrasilianischen Küstenflüsse einst viel weiter seewärts sich erstreckten, und auf diese Weise die Elemente einer gemeinsamen Süßwasserfauna von Argentinien her erhielten.

Ich gehe hier auf diese Verhältnisse nicht weiter ein, weil ich auf sie weiterhin zu sprechen komme in dem Abschnitte über Archiplata. Nur soviel möge hier noch bemerkt werden, daß alle mir bis jetzt bekannt gewordenen Tatsachen geologischer und biologischer Art die hier vorgetragene Auffassung bestätigen. Die Geologie weist uns darauf hin, daß Südbrasilien einst weiter ozeanwärts reichte. Die riesigen Einbrüche, welche die Bildung des Atlantischen

Ozeans zur Folge hatten, haben auch die Küstenlandschaft stark beeinflußt und terrassenförmige Bruchflächen hervorgerufen, mit denen sich besonders v. Siemiradzki beschäftigt hat. Reste des versunkenen Küstenlandes sind uns in zahlreichen Inseln erhalten, und die Übereinstimmung von deren Fauna und Flora mit jener des Festlandes weist darauf hin, daß diese Losreißung erst am Ende der Tertiärzeit oder pleistocän erfolgt ist. Bei solchen Ereignissen pflegt es vorzukommen, daß die Senkung zunächst eine sehr hochgradige ist und dann teilweise durch nachfolgende Hebung wieder ausgeglichen wird. Die Geologie bezeichnet solche Übergriffe des Meeres als Transgression, und ein solcher Fall einer pleistocänen Transgression des Meeres ist für Südbrasilien und die angrenzenden Teile der La Plata-Staaten nachgewiesen. Dies alles sind verhältnismäßig einfache, klar zu beweisende Vorgänge, aber unbekannt, bedauerlich unbekannt ist uns der Zustand der Küstenlandschaft, welcher der geschilderten und auch in meinem Buche über die Tertiärmollusken Argentiniens eingehend erörterten Transgression des Meeres vorausging. Nach dieser Seite hin vermag meines Erachtens nach lediglich die Biologie Aufschluß zu geben. In diesem Sinne hat unsere Arbeit erst begonnen. Im Südwesten des Staates Rio Grande do Sul z. B. finden wir zwei kleine Gebirge, die Serra dos Tapes und die Serra do Herval, welche dieselbe Fauna und Flora, wenn auch in etwas verarmtem Zustande besitzen, wie das Küstengebirge nördlich von Porto Alegre, von dem sie durch campos oder Steppen getrennt sind. Unter den heutigen geographischen Verhältnissen war eine solche Wanderung der Tier- und Pflanzenwelt des Urwaldes über die Grasfluren hinweg nicht möglich. Wir gelangen auch hier zu der Überzeugung, daß der Schlüssel für das Verständnis dieser Verbreitungsverhältnisse der Organismen nur oder vorzugsweise durch die

Biologie uns erschlossen werden kann, und zahlreich sind die weiteren Fälle, in denen wir zu der gleichen Schlußfolgerung getrieben werden.

Fünfzehntes Kapitel.

Archiplata.

(April 1907.)

Es sind eigentümliche zoogeographische Tatsachen, welche mich veranlaßten, das chilenisch-argentinische Gebiet als ein besonderes Schöpfungszentrum der Tier- und Pflanzenwelt Südamerikas anzusehen, für welches ich den Namen der Archiplata vorschlug. Das vergleichende Studium der Süßwasserfauna läßt uns viele Züge einer alten Gemeinsamkeit der Lebewelt von Chili und Argentinien erkennen. So sind Gattungen der Mollusken, wie *Diplodon* und *Chilina*, und der Crustaceen, wie *Aeglea* und *Parastacus*, in ähnlichen und zum Teil sogar identischen Arten in Chili, Argentinien und Südbrasilien vertreten. Daneben aber finden wir Differenzen auffälligster Art, indem die charakteristischen Gattungen der Süßwassertiere Brasiliens weit nach Argentinien hin sich verbreiten, ohne aber Chili erreicht zu haben. Ich folgerte daraus, daß es sich um zwei verschiedene Schöpfungszentren, Archiplata und Archibrasil, gehandelt habe, welche vermutlich lange voneinander isoliert waren und erst zu einer Zeit miteinander in Verbindung traten, als bereits die Kette der Anden die Möglichkeit einer Verbreitung der subtropischen Einwanderer bis nach Chili ausschloß. Nach unseren heutigen Erfahrungen muß diese Darstellung in wesentlichen Punkten eingeschränkt werden. Der Grundgedanke zwar, daß durch die Erhebung der Anden ein früher einheitliches, faunistisches Gebiet in zwei Stücke geschnitten

wurde, deren Geschichte von da ab sich in verschiedener Weise abspielte, ist unzweifelhaft richtig, nicht zu beweisen aber ist die Annahme, daß zu einer früheren Zeit Archiplata und Brasilien durch Meer getrennt gewesen seien. Zugunsten meiner Auffassung ließen sich folgende Tatsachen anführen: Rengger gibt an, in Paraguay fossile Austern angetroffen zu haben, von denen sich ohne Nachprüfung nicht sagen läßt, ob sie dem miocänen Meere von Entrerios angehörten, oder ob sie etwa in dem posttertiären Meere gelebt haben, welches den Unterlauf des La Plata erfüllte. Andererseits kennt man Brackwassermuscheln von Pebas am oberen Amazonenstrom, welche auf die Nähe des wahrscheinlich eocänen und wohl pacifischen Meeres hinweisen. Wer vermag zu sagen, welche Entdeckungen uns die so dürftig bekannte Geologie von Paraguay, Bolivien und dem Amazonasgebiete noch vorbehalten hat? Jedenfalls aber muß ich einräumen, daß die letzten Dezennien keinerlei Tatsachen zutage gefördert haben, welche der von mir aufgestellten Hypothese günstig sind. Auffallend ist es natürlich, daß wir aus Brasilien bisher nichts an fossilen Säugetieren kennen als solche, welche der Pampasfauna verwandt und pliocänen oder pleistocänen Alters sind. Sollte Archiplata schon im älteren Tertiär mit Archibrasil verbunden gewesen sein, so müßten wir in Brasilien doch auch irgendwo Ablagerungen mit Säugetierknochen finden, welche Beziehungen aufweisen mit den mannigfaltigen Kreide- und Tertiärfaunen Patagoniens, mit welchen uns Fl. Ameghinos wichtige Untersuchungen vertraut gemacht haben.

Wir bleiben daher in Erwartung einer besseren geologischen Durchforschung dieser Länder nach wie vor auf Vermutungen angewiesen, und da ich im Laufe der letzten zehn Jahre viel interessantes neues Material erhalten habe in betreff der Süßwasserfauna Südamerikas, so halte ich es für an-

gebracht, hier eine Anzahl der wichtigsten Resultate mitzuteilen.

Unter den primitiven Elementen der Archiplatafauna ist die Dekapodengattung *Aeglea* eine der wichtigsten. Man kannte aber bisher die Verbreitung der Gattung im südlichen Brasilien nur ungenau, weshalb ich einiges Bezügliche hier mitteile. *Aeglea intermedia* Gir., welche bisher nur aus St. Catharina bekannt war (von wo das Museum Paulista topotypische Exemplare dieser von Fritz Müller als *A. odebrechti* beschriebenen Art aus der Kolonie Hansa besitzt), haben wir auch aus Paraná (von Ourinho und Piraquára) und dem Staate São Paulo (von Santo Amaro, nahe der Hauptstadt, und Os Perús) erhalten. Bemerkenswert ist nun, daß wir die zweite Art, *Aeglea laevis* Latr., welche bisher aus Chili, Argentinien und Rio Grande do Sul bekannt war, auch aus Franca im äußersten Westen des Staates São Paulo erhalten haben. Die letzteren Exemplare stammen aus dem Stromgebiete des Rio Paraná, während *Aeglea intermedia* ganz oder vorzugsweise den Küstenströmen Südbrasiliens eigen ist. Die spezifische Abtrennung letzterer Art von der weit verbreiteten Stammform, *Aeglea laevis*, weist wohl auf eine durch längere Zeit erhaltene Isolierung des betreffenden Stromsystemes hin, und wir sind wohl im Rechte, wenn wir diese verschiedenen Flüsse des Küstengebietes als Reste eines größeren, vom Ozean zerstörten Stromsystemes deuten.

Die Gattung *Parastacus* ist noch gut vertreten in Rio Grande do Sul und St. Catharina, konnte aber bisher von mir in den Staaten Paraná und São Paulo nicht aufgefunden werden. Dagegen erhielt ich aus St. Catharina und von Iguape im Staate São Paulo ein anderes charakteristisches Archiplataelement, Arten nämlich der Gattung *Chilina*.

Eines der wichtigsten Resultate meiner Studien über die geographische Verbreitung der Mollusken des Süßwassers

von Südamerika ist der Gegensatz, in welchem die Fauna des Paranásystemes zu jener des Paraguaysystemes steht. Es gibt zwar eine Anzahl charakteristischer Arten und Gattungen, welche beide Stromsysteme miteinander gemein haben, aber das Paraguaysystem ist ausgezeichnet durch eine ganze Anzahl eigentümlicher Formen, welche auch im Amazonasgebiete leben und wahrscheinlich erst relativ spät, zu Ende der Tertiärzeit, in den Paraguaystrom gelangten. Hierhin gehören von den Mollusken verschiedene Gruppen der Gattungen *Ampullaria* und *Glabaris,* sowie die Gattungen *Ceratodes* und *Leila.* Keine dieser Formen ist im Paranásysteme flußaufwärts gewandert, und wir können daraus schließen, daß bedeutende hydrographische Veränderungen in diesem Teile Südamerikas Platz gegriffen haben, bevor die Invasion der Amazonaselemente in das Paraguaysystem vor sich ging.

Daß überhaupt in dem von Matto Grosso, Paraguay, Argentinien und Ostbrasilien gebildeten Gebiete südwärts des Amazonasstromes ursprünglich eine mehr oder minder einheitliche Molluskenfauna lebte, geht unter anderem aus folgendem Umstande hervor. *Glabaris latomarginata* Lea, welche im Paraguayflusse sehr gemein ist, habe ich auch aus dem Staate Paraná erhalten aus dem Gebiete des Paranástromes. *Glabaris riograndensis,* eine gemeine Art von Argentinien und Südbrasilien, kommt auch in Bahia vor. Von der Gattung *Fossula* kennen wir eine Art, *F. balzani* v. Ih. aus dem Stromgebiete des Paraguay, und zwar aus einem linken Nebenflusse desselben, dem Rio Apa, wogegen *F. fossiculifera* Orb. dem Paranásysteme angehört und die dritte Art, *F. brasiliensis* v. Ih. aus Küstenflüssen des Staates Bahia stammt. Ebenso steht es mit der einzigen *Mycetopoda*-Art des mittleren östlichen Brasilens, *M. siliquosa* Spix, welche aus dem Paranásysteme und seinen Nebenflüssen bekannt ist, sowie aus dem Rio Paraguassú im Staate Bahia.

Die Gattung *Castalina* ist auf das Stromgebiet des Rio Paraná beschränkt. Mehrere der Charakterformen des Paranásystemes kommen auch im Rio S. Francisco vor, nicht aber im Amazonas.

Wir müssen daraus schließen, daß von den heutigen abweichende hydrographische Verhältnisse in dem hier geschilderten Gebiete bestanden, als die Verbreitung der eben behandelten Arten vor sich ging.

Ein anderes Gebiet, in welchem außerordentlich weitgehende Umwandlungen der hydrographischen Verhältnisse Platz gegriffen haben müssen, ist das Vorland am Fuße der Kordilleren, von Bolivia an nordwärts. *Glabaris trapesialis* Lam., eine häufige Art des Amazonasgebietes, kommt auch im La Plata vor und im südlichen Mexiko. *Mycetopoda weddeli* Hupé kennen wir von Bolivien und Nicaragua, *Mycetopoda subsinuata* Sow. von Ecuador, Columbia und Westguatemala. *Glabaris jewetti* Lea und *bridgesi* Lea des Nicaraguasees gehören zur Gruppe der *Glabaris exotica* Lam., welche dem Amazonasgebiete eigen ist und in Bahia und Südbrasilien durch *Gl. riograndensis* v. Ih. ersetzt wird. So haben wir einerseits am Fuße der Anden Muscheln, welche den Seen und sonstigen stehenden Gewässern eigen sind, resp. auch dem ruhigeren Wasser des Unterlaufes großer Ströme, von Buenos Aires bis Mexiko verbreitet, und keine dieser Arten kommt im östlichen Brasilien vor, andererseits nähere Beziehungen der Süßwasserfauna des Paranásystems mit jener des Rio S. Francisco zu konstatieren. Der jetzigen Verbreitung der Süßwassermollusken ging eine andere voraus, in welcher charakteristische Arten und Gattungen sich durch das mittlere und südliche Brasilien und die La Plata-Staaten verbreiten konnten, und eine letzte Modifikation führte endlich die heutige Amazonasfauna in den Paraguaystrom und von da in den La Plata. Seit wann aber gibt es einen Rio

La Plata, seit wann mündet derselbe bei Buenos Aires aus, und welches war die zunächst vorausgehende Verteilung der Stromsysteme? Alle diese Fragen sind noch unaufgeklärt. Im allgemeinen scheinen die neueren Untersuchungen mehr dafür zu reden, daß Archiplata und Archibrasil zoogeographischer Provinzen repräsentierten und nicht durch Meer gesonderte Inseln oder Kontinente. Es ist aber auch zu bedenken, daß Archiplataelemente sekundär in die Ströme des südlichen Brasiliens haben einwandern können zu einer Zeit, wo die topographischen Verhältnisse noch anders lagen, und namentlich die großen Wasserfälle noch nicht gebildet waren, welche gegenwärtig aktiven Wanderungen der Tierwelt stromaufwärts unüberschreitbare Barrièren setzen.

So schließe ich dieses Kapitel mit einer wenig erfreulichen Perspektive. Obwohl sich das positive Material der Untersuchung in erfreulicher Weise vervollständigt hat, und obwohl zahlreiche, wichtige zoogeographische Tatsachen festgestellt worden sind, so befinden wir uns doch hinsichtlich der alten Beziehungen von Archiplata und Archibrasil jetzt fast noch mehr im unklaren, als zu Beginn dieser Studien. Mit der Zeit wird die kombinierte biologische und geologische Erforschung Südamerikas auf viele der hier angeregten Fragen Antwort zu geben vermögen. Es ist nicht die Aufgabe dieser Schrift, ein mehr oder minder plausibles und komplettes Bild von dem Entwicklungsgange der Faunen Südamerikas zu entwerfen, sondern Bausteine zu einem solchen, heute noch unmöglichen Unternehmen zusammenzutragen, und so weit als möglich, die daraus resultierenden allgemeinen Gesichtspunkte zusammenzustellen. Ich habe mich daher auch immer bemüht, gesicherte Tatsachen und Vermutungen auseinander zu halten. So viel aber dürfte aus diesen Studien schon jetzt ersichtlich sein, daß keine andere zoogeographische Region in bezug auf die Geschichte ihrer Flora und Fauna

so zahlreiche, so schwierige und komplizierte Probleme der wissenschaftlichen Forschung zur Lösung darbietet, als die neotropische Region oder die Neogaea.

Sechzehntes Kapitel.

Archhelenis und Archinotis.

(April 1907.)

Die beifällige Aufnahme, welche meine Darlegungen über die in der Überschrift genannten alttertiären Kontinente gefunden haben, würden mich mit großer Befriedigung erfüllen müssen, wenn ich nicht im Verlaufe meiner paläontologisch-geologischen Untersuchungen zu der Überzeugung geführt worden wäre, daß die Voraussetzungen meiner Argumentation z. T. sicherer Begründung entbehren. Die Einwürfe, die ich in Fortführung meiner bezüglichen Studien mir habe entgegenhalten müssen, sind wesentlich die folgenden:

1. Verschieden geartete Süßwasserfaunen können in demselben Kontinente nebeneinander bestehen, ohne durch Meeresarme getrennt zu sein. Meine Annahme, der zufolge Archiplata und Archamazonia ihre charakteristische biologische Ausbildung der Separation durch Meeresteile verdanken, ist daher an sich keine zwingende.

2. Das Meer, welches die eben genannten beiden alttertiären Gebiete Südamerikas meiner früheren Darstellung nach getrennt haben soll, läßt sich nicht geologisch nachweisen. Die Spuren des Meeres, welche wir in Südbrasilien im Küstengebiete zu konstatieren vermögen, sind pleistocänen Alters und von geringer, lediglich lokaler Bedeutung. Das eogene südliche Meer, die Nereis, deren Fauna wir aus der patagonischen Formation kennen, ist zumal im Norden nicht weit in das Land eingedrungen. Die marinen Ablagerungen,

welche am ehesten zu meiner Auffassung stimmen könnten, diejenigen von Entrerios sind miocän und gehören einer schmalen, in das Land einspringenden Bucht an. Allerdings gibt Rengger an, Bänke fossiler Austern im Süden von Paraguay beobachtet zu haben, welche vielleicht einem Ausläufer der Bucht der Entreriosformation angehören. Das Meer aber, welches uns die Trennung der Fauna Argentiniens und Brasiliens hätte erklären sollen, würde der oberen Kreide und dem Eocän haben angehören müssen. Vielleicht decken spätere geologische Forschungen noch in Paraguay, Bolivia und Ostperu marine alttertiäre Ablagerungen auf, aber die Tatsachen, an die wir uns doch zunächst halten müssen, sind meiner früher vorgetragenen Auffassung nicht günstig. Ich erkenne in dieser Hinsicht die Einwürfe von Dr. O. A. Derby[1]) als berechtigt an, bemerke aber, daß ich nie der Meinung war, der betreffende Meeresarm habe Südbrasilien durchquert. Ich nahm vielmehr an, er habe sich im äußersten Süden von Rio Grande do Sul oder im Norden von Argentinien befunden.

3. Der Meeresarm, von dem ich früher annahm, daß er während des Tertiäres das Amazonastal erfüllt habe, läßt sich nicht nachweisen. Die Forschungen von Hart, Derby, Katzer und anderen Geologen haben keinerlei Belege hierfür zu Tage gefördert und machen es wahrscheinlich, daß Süßwasser die fossilleeren Ablagerungen jenes Gebietes geliefert hat. Auch hier fehlen uns bis jetzt positive geologische Tatsachen, aber in einem Punkte haben mich neuere Erfahrungen zur Modifizierung meiner Ansichten gebracht. Man hat früher die Süßwassermuscheln der Gattungen *Hyria*, *Prisodon* und *Leila*, welche Guiana und dem Amazonastale eigentümlich sind, nicht aus den südlichen Zuflüssen des Amazonas gekannt. Neuerdings aber habe ich dieselben aus

[1]) O. A. Derby, Science XIII, 1901, New-York. p. 348—349.

dem oberen Laufe des Rio Araguaya erhalten und beschrieben, nachdem zuvor schon einzelne Schalen durch von den Steinen aus dem Xingu mitgebracht worden waren. Ich hielt früher *Hyria* und Verwandte für ein Element der Fauna von Guiana und Venezuela, welches nach Rückzug des Meeres aus dem Amazonastale in dieses eingedrungen sei. Diese Annahme ist aber jetzt nicht mehr zulässig, da die betreffenden Muscheln nicht stromaufwärts durch die Zone der Cataracte haben wandern können. Auch die eigentümliche Lage dieser in allen Zuflüssen des Amazonas wiederkehrenden Zone von Stromschnellen und Wasserfällen weist auf mächtige Einbrüche hin, so daß das Amazonastal sich als eine große Senkungsregion darstellen würde, deren Alter festzustellen wäre und vielleicht in die gleiche Zeit fällt, wie die definitive Bildung des Atlantischen Ozeans, also in das Oligocän.

Alle die soeben aufgeführten Momente legen uns angesichts der unzureichenden geologischen Erforschung des mittleren und nördlichen Südamerikas eine abwartende und reservierte Haltung auf. Es sind eben zu viele und wichtige Punkte, in welchen wir noch jeder Aufklärung entbehren.

Weder haben sich die von mir früher supponierten Meere nachweisen lassen, noch haben sich andererseits eogene Säugetiere in Brasilien auffinden lassen, welche jenen von Patagonien entsprechend wären. Sollten Archiplata und Archamazonia wirklich nicht durch Meer voneinander getrennt gewesen sein, so müßten doch die Säugetiere des älteren patagonischen Tertiäres auch in Brasilien angetroffen werden. Auffallenderweise liegt dafür bis jetzt nicht das mindeste Anzeichen vor und wir stehen aufs neue vor einem Rätsel. Auch die eocäne Säugetierfauna des mittleren und südlichen Afrika ist uns ebenso völlig unbekannt, wie jene von Australien und von Brasilien, und die bezüglichen Diskussionen leiden daher an großer Unsicherheit. Im Laufe der letzten

Jahre hat Florentino Ameghino den Nachweis erbracht, daß die Säugetiere Südamerikas, soweit sie diesem Kontinente ursprünglich eigen sind, nahe Beziehungen zur afrikanischen Fauna aufweisen und daß auch ein Gegensatz zwischen alt- und neuweltlichen Edentaten während des älteren Tertiäres nicht existierte. Auch Osborn hat sich in diesem Sinne für die Archhelenistheorie ausgesprochen. Es ist sehr auffallend, daß man aus Nordamerika, aus den älteren tertiären Schichten weder Affen noch Papageien kennt. Der Ursprung beider Tiergruppen ist unzweifelhaft in der Archhelenis zu suchen, und dieser Umstand bestätigt die oben erörterte Schlußfolgerung, wonach Archamazonia und Archiplata während des älteren Tertiäres nicht voneinander durch Meer getrennt waren. Wir dürfen daher erwarten, daß eocäne Säugetiere, ähnlich jenen Patagoniens, in Brasilien noch aufgefunden werden.

Die neuere Erforschung des oberägyptischen Eocänes hat auch dazu beigetragen, die Vergleichungspunkte zwischen den Faunen von Afrika und Patagonien zu vermehren. Lydekker hat diese brasilianisch-westafrikanischen Beziehungen zwar auch erwähnt (l. c. p. 133—135), aber er nimmt für eine große Anzahl von charakteristischen Elementen der Archhelenis einen nordischen Ursprung an und ist der Meinung (p. 134), daß ein tertiärer Zusammenhang zwischen Südafrika und Südamerika nur in hohen Breiten bestanden habe. Da meine Ansichten in diesem Punkte von denen Lydekkers stark abweichen, mögen sie hier noch etwas näher besprochen werden. Glücklicherweise sind wir in dieser Hinsicht nicht mehr auf Vermutungen angewiesen, sondern auf klar sprechende geologische Tatsachen. Der breite Zusammenhang zwischen Afrika und Südamerika, welcher in der Sekundärepoche bestand, ist kartographisch von Neumayr in seiner Erdgeschichte (II, p. 336) dargestellt worden

und seine Auffassung hat keinen Widerspruch erfahren. Mehrfach hat man gegen diese Ansicht den Einwand erhoben, daß die ozeanischen, zwischen Südamerika und Afrika gelegenen Inseln ihrer Struktur nach nicht Reste von Festlandsgebieten, vielmehr vulkanischen Ursprunges seien. Dies ist aber nicht richtig. Eine Abhandlung von Ernest Schwarz[1]) in Südafrika bringt auf Grund sorgfältiger Untersuchungen von Gesteinen der Inseln Tristan d'Acunha und St. Paul den Nachweis, daß es sich um Gneiß und metamorphische Felsmassen handele. Er folgert daraus, daß diese Inseln für eine Verbindung zwischen Afrika und Südamerika sprechen, doch seien weitere Untersuchungen nötig.

Die oben erwähnte Karte Neumayrs muß aber wohl in einem Punkte korrigiert werden, insofern nämlich der „brasilianisch-äthiopische Kontinent" in nordwestlicher Richtung noch weit in den pazifischen Ozean sich fortgesetzt haben muß. Aus diesem Kontinente ging dann durch starke Einbrüche in seiner nördlichen Hälfte die eogene Archhelenis hervor, deren Zerfall während der Oligocänzeit die Bildung des Atlantischen Ozeans zur Folge hatte. Säugetiere der Archiplata haben daher nur während des Eocänes und vielleicht noch eines Teiles des Oligocänes nach Afrika gelangen können. Es sind aber jedenfalls nicht ausschließlich patagonische Säugetiere gewesen, welche diesen Weg betreten haben. Die schwerfälligen, von Schilfgras lebenden Sirenien der Gattung *Manatus* sind Brasilien und Westafrika eigen und nicht im älteren patagonischen Tertiär vertreten. Die fossile Gattung *Ribodon* der miocänen Entreriosformation erscheint erst nach Bildung des Atlantischen Ozeans in Argentinien.

[1]) Ernest H. L. Schwarz, The former Land-Connection between Africa and South-America. The Journal of Geology, vol. XIV, Chicago and New York, 1906, p. 81—90.

Wirft man einen Blick auf die von mir hier veröffentlichte Karte der Verbreitung von Land und Meer während des Eocänes, so bemerkt man, daß Südafrika damals weiter nach Süden vorsprang, und man würde daher auch an einen Zusammenhang dieses Erdteiles mit der Archinotis denken können. Dem widersetzt sich aber der Umstand, daß Formen des indoeuropäischen Ozeans unbehindert nach Patagonien vordringen konnten. Es muß also ein offener Zusammenhang zwischen der Nereis und dem indischen Ozean bestanden haben. Andererseits aber muß die Ostküste der Archhelenis sich weit nach Süden verlängert haben, wodurch der Zuzug von Gattungen der tropischen *Thetis* eingeschränkt wurde. Im jüngeren Tertiär dagegen, als bereits die Archhelenis zerstört war und die westindische Fauna freien Zugang zu den Küsten Argentiniens hatte, bestanden im Süden geographische Verhältnisse, welche der europäisch-westafrikanischen marinen Fauna Wanderungen in die antarktische Region und auch nach Patagonien gestatteten. Ob es sich dabei teilweise wenigstens um Inselketten in einem flachen Meere handelte, wird sich nur aus den biologischen Wechselbeziehungen beider Gebiete folgern lassen. Auf die Beziehungen der Tierwelt Patagoniens zu jener von Australien und Neu-Seeland komme ich hier nicht weiter zurück. Nur eine der wesentlichsten neueren Entdeckungen möge hier noch erwähnt sein, der Nachweis des Vorkommens der aus Australien und von den Lord Howe-Inseln bekannten fossilen Schildkrötengattung *Miolania* in der oberen Kreide von Patagonien. Die geographische Verbreitung der Schildkröten ist ja überhaupt eines der Gebiete, welche in hervorragendem Maße dazu beigetragen haben, die Überzeugung von der ehemaligen Existenz eines antarktischen Kontinentes zu befestigen. Dieser Kontinent ist aber im wesentlichen ein mesozoischer gewesen, und wenn er auch als Archinotis noch im Eocän teilweise

bestanden haben muß, so ist damit doch nicht gesagt, daß es sich um eine ununterbrochene Landverbindung zwischen Patagonien einerseits, Neu-Seeland und Australien andererseits gehandelt habe. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist in diesem Punkte die Neumayrsche Karte der Kontinente der Jurazeit unrichtig. Vermutlich werden die bezüglichen Studien von O. Nordenskjöld nach dieser Richtung hin Aufschluß geben. Die von diesem Verfasser gewonnenen Erfahrungen, denen zufolge das Ende Südamerikas sich über die Falklandsinseln und Südgeorgien nach Osten verlängerte, stimmen insofern gut zu meinen Erfahrungen, als letztere dartun, daß während des älteren Tertiäres Mollusken der Litoralzone von Patagonien nach Neu-Seeland wandern konnten, nicht aber von Chili aus. Wegen der Details der tertiären Küstenmollusken verweise ich auf mein neues, wiederholt zitiertes Werk.

Eine interessante Diskussion der tiergeographischen Bedeutung eines antarktischen Kontinentes durch F. Blaschke findet man in den Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, Band 54, 1904, p. 144—155. Auch A. Beddards, Text-book of Zoogeography, Cambridge 1895 möge verglichen werden. Ferner verweise ich noch auf die 1867 veröffentlichte Schrift von Ruetimeyer, „Die Herkunft unserer Tierwelt“ und auf die neueste Auflage des trefflichen Lehrbuches der Zoologie von C. Grobben. In beiden ist die Archinotisfrage erörtert.

Hier muß ich schließlich nur noch einige Worte der Begründung meiner Karte der Kontinente der Eocänzeit widmen. In bezug auf die Details des Küstenverlaufes ist sie naturgemäß unsicher, in der Hauptsache aber ist sie auf eine Reihe von Tatsachen gegründet, welche jederzeit leicht kontrollierbar sind. Besonderen Wert lege ich in dieser Hinsicht auf die tertiären Molluskenfaunen. Die Biologie gibt uns nur all-

gemeine Aufschlüsse über den Zusammenhang jetzt getrennter Gebiete, die Wanderungslinien der marinen Mollusken gestatten aber eine Reihe von weiteren Schlüssen, welche die Ausdehnung der bezüglichen Kontinente präziser zu fassen erlauben, und gerade diese Tatsachen sind es, welche ich in folgendem noch rekapitulieren möchte.

Wir haben danach festzustellen:

1. Daß die Zerstörung des brasilianisch-äthiopischen Kontinentes in seiner nördlichen Hälfte schon während der Kreidezeit begann, und daß die damit in Verbindung stehende Transgression des Meeres das heutige brasilianische Küstengelände von Norden her bis gegen Espirito Santo hin unter Wasser setzte.

2. Daß die Festlandsregion, in welcher es niemals zu einer Bedeckung durch das Meer der Kreide- und der Tertiärzeit kam, von Espirito Santo und Rio de Janeiro bis Nordargentinien, resp. bis zum Rio Negro reichte.

3. Daß das eogene tropische Thetismeer über den Norden von Südamerika hinflutend freien Zugang zur Küste von Chili hatte.

4. Daß von einer kurzen obereocänen Unterbrechung abgesehen die Landbrücke zwischen Patagonien und Chili während der ganzen Tertiärzeit sich erhielt.

5. Daß die Archinotis nicht nur mesozoisch, sondern auch noch im Eocän ostwärts sich über die Falklandinseln und Südgeorgien bis gegen Neuseeland hin erstreckte, die Wanderung von marinen Mollusken und Brachiopoden begünstigend.

6. Daß dagegen ein Austausch der marinen Faunen zwischen Chili und Neu-Seeland im älteren Tertiär nicht stattfand, was darauf hinweist, daß die Landverbindung in der Richtung beider Gebiete weiter gegen den Pol hin vordrang, als im Osten von Patagonien.

7. Daß zwischen Südafrika, resp. seinem weiter südwärts reichenden damaligen Vorlande, das ich im Anschluß an Webers Darstellung als Archiprotea bezeichnen möchte, und der Archinotes ein offener Meeresarm die Kommunikation zwischen der Nereis und dem indischen Ozeane herstellte.

8. Daß ein Austausch der alttertiären marinen Faunen von Chili und Californien durch eine in der Richtung der Breitengrade verlaufende Kontinentalmasse die Pacila, verhindert wurde. Letztere Annahme stützt sich weniger auf geologische, als auf biologische Gründe. Beweisbar scheint zunächst nur das Vorhandensein einer Barriere, welche den Austausch der Küstenfaunen verhinderte, und welche an und für sich wohl ebenso gut durch ein tiefes und breites Meer, als durch eine Insel oder einen Kontinent gebildet werden konnte.

Register.

B.

G.

H.

I u. J.

K.

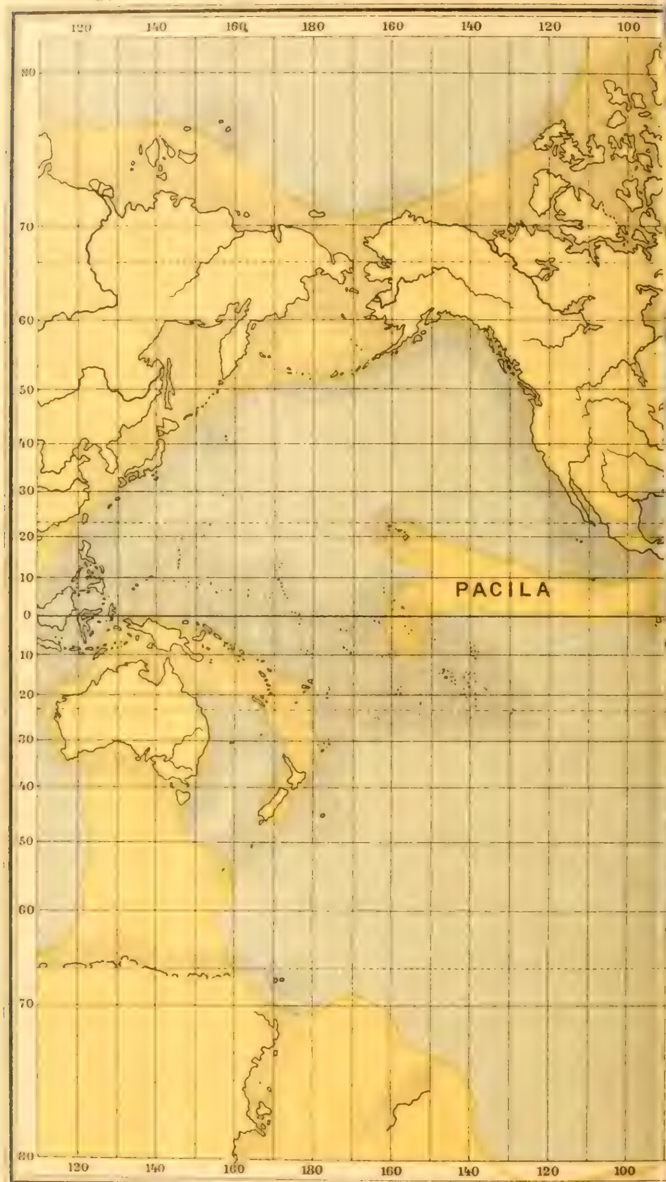
L.

W.

X.

Z.

v. Ihering, Archhelenis und Archinotis.



F. A. Brockhaus' Geogr.-artist. Anstalt, Leipzig.

VERTEILUNG VON LAN



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

EER ZUR EOCÄN-ZEIT.

Druck von A. Hopfer, Burg b. M.

Druck von A. Hopfer in Burg b. M.

